# MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

## EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

## ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

**CARL GEGENBAUR,**

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

**VIERTER BAND.**

MIT 42 TAFELN UND 9 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1878.

'05.2in65aug18.

# Inhalt des vierten Bandes.

## Erstes Heft.


Seite

Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Von M. Fürbringer. (Mit Taf. I—III.) . . 1

Anatomie von Isis Neapolitana nov. Sp. Von G. v. Koch. (Mit Taf. IV.) . 112

Bemerkungen über Synonymie von Isis elongata Esper, Isis neapolitana m. Von G. v. Koch . . . . . 126

Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton. Von H. v. Ihering. (Mit Taf. V.) . . . . . 128

Bemerkungen über Neomenia und über die Amphineuren im Allgemeinen. Von H. v. Ihering . . . . . 147

Beiräge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Dritter Theil. Von O. Hertwig. (Erste Abtheilung, mit Taf. VI—VIII.) . . . . . 156

Kleinere Mittheilungen:

Introduction and succession of vertebrate life in America etc. etc. Von O. C. Marsh. . . . . 176


## Zweites Heft.


Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Dritter Theil. Von O. Hertwig. (Mit Taf. IX—XI.) . . 177

Die fossilen Wirbel. Morphologische Studien aus dem anatomischen Institut zu Breslau. Die Cestracionten. Von C. Hasse. Mit Taf. XII—XIV.). 214

Mittheilungen über Gorgonia verrucosa Pall. Von G. v. Koch. (Mit Taf. XV.) 269

Ueber die Rückbildung von Sehorganen bei den Arachniden. Von Ant. Stecker. (Mit Taf. XVI.) . . . . . 279

Beiträge zur Osteologie des Gorilla. Von Chr. Aeby. (Mit 5 Holzschnitten.) 288

Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbelthiere. Von C. Gegenbaur 314

Kleinere Mittheilungen:

Nachträgliche Bemerkungen zu seiner Arbeit über das Kopfskelet der Urodelen. Von R. Wiedersheim . . . . . 320

Sind die Segmentalorgane der Anneliden homolog mit denen der Wirbelthiere? Eine Erwiderung an Herrn Dr. Fürbringer. Von C. Semper 322

Muskelepithelien bei Anthozoën. Vorläufige Mittheilung. Von O. Kling. 327

Besprechungen und Anzeigen:

Untersuchungen über das Arthropodenauge. Im Auszuge mitgetheilt. Von H. Grenacher . . . . . 328

## Drittes Heft.

Seite

Studien über die Innervation der Haarbälge der Hausthiere. Von R. Bonnet. (Mit Taf. XVII—XIX.) . . . . . 329

Ueber Gloidium quadrifidum, eine neue Gattung aus der Protisten-Gruppe. Von N. Sorokin. (Mit Taf. XX.) . . . . . 390

Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen, mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen. Von A. Bernays. (Mit Taf. XXI.) . . . . . 403

Das Skelet der Alcyonarien. Von G. v. Koch. (Mit Taf. XXII u. XXIII.) 447

Die fossilen Wirbel. Morphologische Studien aus dem anatomischen Institut zu Breslau. Die Histiologie fossiler Reptilwirbel. Von C. Hasse. (Mit Taf. XXIV—XXVII u. 2 Holzschnitten.) . . . . . 480

Kleinere Mittheilungen:

Christian Gottfried Ehrenberg, ein Tagewerk auf dem Felde der Naturforschung des neunzehnten Jahrhunderts. Von J. Hanstein. . . . 503

---

## Viertes Heft.

Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Von J. Brock. (Mit Taf. XXVIII u. XXIX.) . . . . . 505

Die Gaumenfalten des Menschen. Von C. Gegenbaur. (Mit Taf. XXX und einem Holzschnitt.) . . . . . 573

Ueber den weiblichen Geschlechtsapparat des Echinorhynchus Gigas Rud. Von A. Andres. (Mit Taf. XXXI.) . . . . . 584

Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fusse der Säugethiere. Von G. Ruge. (Mit Taf. XXXII—XXXIV u. XXXV, Fig. 42—45.) . . . . . 592

Zur vergleichenden Anatomie der tiefen Muskeln in der Fusssohle. Von G. Ruge. (Mit Taf. XXXV, Fig. 46—54.) . . . . . 644

Kleinere Mittheilungen:

Labyrinthodon Rütimeyeri. Ein Beitrag zur Anatomie des Gesammtskelets und des Gehirns der triassischen Labyrinthodonten. Von R. Wiedersheim . . . . . 660

Ueber die Homologie der sog. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten. Von M. Fürbringer . . . . . 663

Besprechungen:

Zur Entwickelung des Auges der Wirbelthiere. Von C. Kessler. Mit 9 Holzschnitten und 5 Tafeln. 4. Leipzig 1877 . . . . . 679

# Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten.

Von

**Max Fürbringer,**

Prosector und Privatdocent in Heidelberg.

Mit Tafel I—III.

Mit Vorliegendem veröffentliche ich die Ergebnisse einer Reihe von Untersuchungen, die ich über die Entwickelung der Excretionsorgane der Vertebraten, vorwiegend der Amphibien, angestellt habe. Da über denselben Gegenstand namentlich in neuerer Zeit eine reiche Zahl von mehr oder minder umfänglichen Mittheilungen erschienen ist, zu denen sich meine Beobachtungen theils ergänzend, theils abweichend verhalten, so lag es nahe, diese fremden Untersuchungen eingehender zu berücksichtigen und mit den meinen zu vergleichen. Das führte mich zugleich zu kritischen Erörterungen über die Deutung der einzelnen Abschnitte des Excretionssystems.

Aus praktischen Gründen habe ich den Stoff der Arbeit in drei, nicht gleichwerthigen Abschnitten vertheilt. Der erste Theil behandelt die Excretionsorgane der Amphibien, für deren Darstellung meine Untersuchungen den Grundstock bilden[1]), der zweite Theil gibt eine Zusammenstellung des Bekannten über das Excretionssystem der übrigen Vertebraten, wobei ich meine bezüglichen Beobachtungen eingeflochten habe, der dritte Theil enthält eine vergleichende Zusammenstellung, sowie eine weitere Ausführung und eventuelle Begründung meiner Deutungen.

[1]) Diese Darstellung ist im Wesentlichen ein Auszug meiner Habilitationsschrift: »Zur Entwickelung der Amphibienniere. Heidelberg 1877«, auf die ich des Näheren verweise.

Das Genitalsystem wurde nur so weit berücksichtigt, als es zu den Excretionsorganen in directere Beziehungen tritt.

---

# I. Theil.

## Die Entwickelung des Excretionssystems der Amphibien [1].

### A. Die erste Entwickelung der Vorniere, des Vornierenganges und des Glomerulus der Vorniere.

(Taf. I. Fig. 1—4.)

Die Entwickelung des Excretionssystems der Amphibien beginnt bekanntlich mit der Differenzirung eines (retroperitoneal und gleich distal neben den Kiemen gelegenen) kleinen paarigen, drüsigen Organs, das ich nach dem Vorgange W. Müller's [2] als Vorniere [3] bezeichne und das sich jederseits distalwärts in einen zwischen dem Ektoderm und dem parietalen Peritoneum gelegenen Ausführungsgang, den Vornierengang [4], fortsetzt, der mit seinem distalen Ende an der

---

[1] Bezüglich der reichen Literatur über die Entwickelung des Excretionssystems der Amphibien verweise ich auf die genauen Literaturangaben Spengel's (Das Urogenitalsystem der Amphibien. I. Th. Der anatomische Bau des Urogenitalsystems. Arbeiten a. d. zoolog.-zootom. Institut zu Würzburg III.), sowie auf das Verzeichniss in meiner Abhandlung »Zur Entwickelung der Amphibienniere«. Soweit es sich um die bereits dort berührten Verhältnisse handelt, habe ich der Einfachheit halber die Citate weggelassen.

[2] Müller, W., Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. N. F. Band IX. Jena 1875. pag. 36.

[3] Urniere, Wolff'scher Körper, Primordialniere, falsche Niere (Homologon der Urniere der Säugethiere): J. Müller, Reichert, Cramer, Vogt, Bidder, Remak, Stannius, Stricker, Rathke, Götte; — Wolff'scher Körper, Müller'sche Drüse, Müller-Wolff'sche Drüse (Homologon eines Theils der Urniere der Säugethiere): v. Wittich, Leydig; — vorderster Theil der Urniere (der bei den Amnioten nicht mehr gebildet wird): Gegenbaur (Grundzüge der vergleichenden Anatomie 2. Aufl. Leipzig 1870 pag. 868); — Müller'sche Harndrüse (Homologon der bleibenden Niere der Säugethiere): H. Meckel; — Müller'scher Körper, Müller'scher Knäuel (weder der Urniere noch der Niere der Amnioten vergleichbar): Marcusen, Semper (Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. II. Bd. 3. u. 4. Heft. Würzburg 1875 pag. 434 f.), Spengel.

[4] Urnierengang, Wolff'scher Gang: Meiste Autoren incl. W. Müller; — Ausführungsgang des Müller'schen Körpers etc.: Meckel, Marcusen, Wittich; — primärer Urnierengang: Gegenbaur (a. a. O. pag. 804), Semper.

dorsalen Wand der Kloake frei ausmündet: der Vorniere medial gegenüber liegt ein von der sogenannten Radix mesenterii ausgehendes, gefässreiches und von dem visceralen Peritoneum überkleidetes Organ, der Glomerulus der Vorniere[1].

Dieses Organsystem entwickelt sich nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren (abgesehen von Reichert, nach dessen Beschreibung die Vorniere und ihr Ausführungsgang durch unmittelbares Zusammentreten der Dotterzellen entsteht, im Bereiche des mittleren Keimblattes. Während aber die Mehrzal der früheren Untersucher die Vorniere und den Vornierengang retroperitoneal an der Grenze der Haut und Mittelplatten als ursprünglich solide Anlage, die erst secundär hohl wird, sich differenziren lässt, betonen die neueren Darstellungen von Götte und W. Müller, denen ich mich anschliesse, eine Entstehung durch Ausstülpung des parietalen Peritoneum's. Götte hat diesen Entwickelungsvorgang eingehender an Bombinator igneus untersucht, während mir Rana temporaria und Triton alpestris als Untersuchungsmaterial dienten.

Die erste Entwickelung der Vorniere und ihres Ausführungsganges findet hier nach der Scheidung des Mesoderms in Urwirbel- und Seitenplatten statt und folgt unmittelbar der beginnenden Sonderung der ersteren in einzelne Urwirbel und der Spaltung der letzteren in Haut- und Darmfaserplatten. Embryonen von Rana temporaria von circa 2,5 Mm. Länge und von Triton alpestris von ca. 2,0 Mm. L. entsprachen diesem Stadium. Bei diesen entwickelt sich die erste gemeinsame Anlage der Vorniere und ihres Ganges beiderseits in Gestalt einer rinnenartigen Ausstülpung des aus ca. 0,02 Mm. hohen cubischen Epithelzellen zusammengesetzten parietalen Peritoneums; und zwar bildet sich dieselbe zuerst im vordersten Bereiche der Bauchhöhle, wo sie zugleich die grösste Breite zeigt und die erste Anlage der Vorniere repräsentirt, und setzt sich von hier aus verjüngt als Anlage des Vornierenganges in successive abnehmender Entwickelung distalwärts nach hinten fort.

Mit dem weiteren Wachsthum der Embryonen vertieft sich die gemeinsame rinnenartige Anlage und fängt nun an, sich von dem parietalen Peritoneum abzuschnüren. Diese Abschnürung beginnt nicht am Anfange der ganzen Anlage, sondern am Ende des vorde-

[1] Die Bezeichnung Glomerulus für dieses von J. Müller entdeckte Organ ist zuerst von Bidder eingeführt und von den meisten Autoren angenommen worden. Einsprache erhoben Burnett und Semper a. a. O. pag. 411; letzterer deutet den Glomerulus als Nebenniere.

ren Theiles (Anlage des ventralen Theils der Vorniere), schreitet von hier in der Richtung von vorn nach hinten schnell vorwärts und führt zur Bildung eines zuerst noch hinten in die Bauchhöhle mündenden, bald aber blind endigenden Canales (Vornierengang), der nun zwischen Ektoderm und parietalem Peritoneum liegt; der Anfang der Rinne (dorsaler Theil der Vornierenanlage) buchtet sich zwar noch tiefer zu einer ansehnlichen Tasche aus, bleibt aber zunächst durch einen ziemlich langen Spalt mit der Bauchhöhle in offener Communication. Ebenso wie der Vornierengang verlängert sich mit zunehmendem Längenwachsthum des Thieres die Anlage der Vorniere; der Spalt, durch den sie mit der Bauchhöhle communicirt, zieht sich in sagittaler Richtung weiter aus und differenzirt sich hierauf durch eine, übrigens in ihren Details noch nicht näher erkannte, ungleiche partielle Abschnürung in einen Horizontalcanal, der bei Bombinator igneus (Götte) und Rana temporaria durch drei (Fig. 1—3 $vp_1$, $vp_2$, $vp_3$), bei Triton alpestris, sowie (nach älteren Stadien zu schliessen) bei Salamandra maculata und Siredon pisciformis [1]) durch zwei, bei Coecilia rostrata (soweit das von Spengel [2]) näher beschriebene Rudiment der Vorniere hierfür beweisend sein kann) durch vier Mündungen (Peritonealcommunicationen) mit der Bauchhöhle communicirt und die Anlage des dorsalen (oberen) Theils der Vorniere (*vo*) repräsentirt. Der darauf folgende, zuerst von der Bauchhöhle abgeschnürte Abschnitt wächst in gleicher Weise in die Länge und krümmt sich, da der beschränkte Raum ein Auswachsen in gerader Richtung nicht gestattet, zu einer ventral von dem distalen Bereiche des dorsalen Theiles liegenden, S-förmigen Schlinge, welche, die Anlage des ventralen (unteren) Theiles der Vorniere (*vu*) bildet und allmälig in ihren Ausführungsgang, den Vornierengang (*vg*), übergeht, der zunächst noch im Bereiche des Hinterdarms blind endigt. In dieser Weise kommt die Anlage der Vorniere und des Vornierenganges bei ca. 3,5 Mm. langen Larven von Rana temporaria und bei ca. 2,2 und 2,6 Mm. langen Embryonen von Triton alpestris zur Beobachtung [3]).

[1]) Nachträglich sei noch erwähnt, dass, wie ich vor Kurzem bei Semper (Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 450) finde, auch Spengel schon früher bei Siredon zwei Peritonealcommunicationen der Urniere beobachtet hat. Bei meiner ersten Veröffentlichung hatte ich diese Notiz übersehen.

[2]) Spengel, J. W., Urogenitalsystem der Amphibien pag. 19. Taf. II. Fig. 21.

[3]) Vergleiche auch Götte, Entwickelungsgeschichte der Unke Fig. 381 *b* und

Die weiteren Veränderungen der Vorniere bestehen einmal in einer sagittalen Vergrösserung der ganzen Vorniere sowie in einer fortgesetzten Verlängerung ihrer Canäle, welche sich, in Anpassung an die beschränkte sagittale Raumausdehnung, vorzugsweise im Entstehen neuer Krümmungen und einer Vergrösserung der bereits vorhandenen äussert, dann aber auch (wie wenigstens bei Rana temporaria gefunden wurde) in einer Bildung neuer Blindcanäle durch Ausstülpung aus den bereits vorhandenen Canälen. Die, wie schon bemerkt, nur in geringem Grade vor sich gehende sagittale Vergrösserung (d. h. die Vergrösserung der Entfernung der ersten und letzten Peritonealcommunication) anlangend, so wurden bei Rana temporaria und Triton alpestris verschiedene Verhältnisse beobachtet: bei Ersterer ist dieselbe auf die erste Entwickelungsperiode beschränkt und scheint bei Larven von 5—6 Mm. Länge ihr Maximum zu erreichen, bei Letzterem findet sie weit längere Zeit, selbst (in Uebereinstimmung mit Salamandra maculata) während der ersten Entwickelung der Urniere statt: aus vereinzelten Beobachtungen zu schliessen, ist übrigens diese Verlängerung nicht lediglich durch eine Zunahme der Entfernung der beiden Peritonealcommunicationen von Triton alpestris, sondern mitunter auch durch eine theilweise sagittale Erweiterung derselben bedingt. Bemerkenswerthe Beziehungen bietet die sagittale Ausdehnung insofern dar, als die Vorniere von Rana temporaria, wo sie drei Peritonealcommunicationen hat, im Bereiche von ca. drei, bei Triton alpestris und Salamandra maculata, wo sie zwei Peritonealmündungen zeigt, über ca. zwei Myokommata erstreckt ist. Die Vermehrung der Windungen geschieht theils im dorsalen Theile der Vorniere, wo sowohl die allmälig zu Röhren (Peritonealcanälen) sich ausziehenden Peritonealcommunicationen, als auch der Horizontalcanal sich mehrfach krümmen, theils im ventralen Theile. Die S-förmige Schlinge des Letzteren nimmt an Anzahl der Windungen wie an Umfang derart zu, dass ihre proximale Convexität immer mehr nach vorn

---

*c.* — Abweichend von diesen Angaben verhalten sich die Darstellungen der früheren Autoren; diesen zufolge besteht die Vorniere entweder aus einer Anzahl von Blinddärmchen, die convergirend »wie die Blätter einer Rose«, zum Ausführungsgang zusammentreten (J. Müller [Frosch, Kröte, Salamander, Alytes], Baer, Reichert, Stannius, Rathke [einzelne Amphibien]) oder aus verästelten Canälen (v. Wittich [meiste Batrachier ausser Triton und Bombinator], Remak) oder aus einem aufgewundenen Knäuel (v. Wittich [Bombinator, Triton], Burnett, Rathke [einzelne Batrachier], Götte in seiner früheren Darstellung [1869 Bombinator]).

bis proximal vor das Niveau der proximalen (vorderen) Peritonealcommunication rückt; und zwar findet dieses Vorrücken bei Rana temporaria successive während der ganzen Periode, bei Triton alpestris hingegen nur am Anfange derselben (hier aber in bedeutendem Grade) statt, während hier später durch relativ bedeutendere Zunahme der sagittalen Ausdehnung des dorsalen Theiles ein geringgradiges relatives Zurückrücken der Convexität zur Beobachtung kommt. Die absolute Zunahme des ventralen Theiles der Vorniere erreicht bei Rana temp. früher als bei Triton alp. ihr Maximum, ein Verhältniss, das als eine Theilerscheinung der bei letzterem langsamer stattfindenden Körperentwicklung aufzufassen ist. Die Bildung neuer Blindsäcke bei Rana temporaria geht sowohl am dorsalen als am ventralen Theile der Vorniere vor sich; am ersteren kommt sie früher zur Beobachtung als am letzteren.

Der Vornierengang verlängert sich ebenfalls, wobei er im proximalen Theile mehrfache Windungen bekommt, welche aber flacher als die der Vornierencanälchen sind. Sein distales Ende lagert sich, wie dies Götte bei Bombinator igneus beschrieben hat, an den Enddarm an, der hier auf jeder Seite etwas ausgezogen ist, verbindet sich mit ihm und mündet nach Resorption der trennenden Wand frei in die Kloake; bei ca. 5,0 Mm. langen Larven von Rana temporaria und Triton alpestris ist diese freie Ausmündung des gesammten Vornierensystems bereits ausgebildet.

Mit der Verlängerung der Vornierencanäle und des Vornierenganges geht eine Verminderung der Dicke derselben Hand in Hand. Diese Verminderung, welche am Vornierengange vorwiegt, ist hauptsächlich bedingt durch eine Abflachung der die Canäle bekleidenden Epithelzellen, welche anfangs sehr hohe Cylinderzellen, später 3 bis 4 mal niedrigere cubische Zellen darstellen[1]: zum Theil beruht sie auch, wie dies schon Götte berührt, wenigstens für den Vornierengang in einer Verschiebung der Zellen, derart, dass dieselben auf Kosten der frontalen Dimension sich reichlicher in der sagittalen gruppiren. Im weiteren Verlaufe — und dies ist besonders bei älteren Tritonenlarven deutlich wahrnehmbar — kommt es zu einer Vergrösserung des Lumens der Vornierencanäle, welche aber nur während einer kurzen Periode als eine absolute zu bezeichnen ist. An dieser Vergrösserung nehmen die Peritoneal-

[1] Zu dieser Abflachung steht die Abnahme der in den Zellen befindlichen Dotterelemente in einer gewissen Correlation.

canäle, abgesehen von vereinzelten sagittalen Erweiterungen, keinen oder nur einen beschränkten Antheil: zugleich zeigen die ursprünglich wenig (Rana) oder gar nicht pigmentirten (Triton) Epithelzellen derselben eine Vermehrung resp. Neubildung des Pigmentes.

Während anfangs die einzelnen Canäle sowohl einander als dem parietalen Peritoneum dicht anliegen, schieben sich im weiteren Verlaufe der Entwickelung successive sich vermehrende Spindelzellen zwischen sie ein; gleichzeitig damit findet eine Differenzirung von rothen runden Blutzellen (Fig. 4 *vci*) statt, die mit den Spindelzellen die Lücken zwischen den Vornierencanälen erfüllen. Durch eine weitere Differenzirung dieser Zellen kommt es endlich zur Ausbildung von Bindegewebe, das die Canäle trennt, und von Gefässen die sich wie anderswo so auch hier in der bereits von den Autoren, speciell von GÖTTE, beschriebenen Art und Weise entwickeln. Das den ganzen Complex umhüllende Bindegewebe sondert sich nach und nach von den anliegenden Zellen und entwickelt sich zu einer die Vorniere einschliessenden Kapsel (Fig. 4 *vk*), welche spärliche Pigmentzellen enthält.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Vorniere bietet der im Bereiche derselben befindliche Theil der Bauchhöhle (*cp*) Differenzirungen dar, welche zu der Entwickelung der Vorniere in einer, allerdings wenig directen, Beziehung zu stehen scheinen. Diese beruhen einerseits auf der Erweiterung der Bauchhöhle, andererseits auf der Bildung des Glomerulus der Vorniere. Die Erweiterung der Bauchhöhle im Bereiche der Vorniere findet bereits bei den jüngsten Larven statt und erreicht ein ansehnliches Maass, während der ausserhalb des Niveau's der Vorniere gelegene Abschnitt derselben noch einen schmalen Spalt darstellt; zugleich bildet sich, in gleicher Weise wie dies GÖTTE bei Bombinator beschreibt, bei Rana und Triton durch Aneinanderlagerung des parietalen und visceralen Blattes des Peritoneums ein, allerdings nur vorübergehender, Abschluss des Vornierentheils der Bauchhöhle von den übrigen Abschnitten derselben. Die Epithelzellen des Peritoneums (*pp* und *pv*) sind anfangs, namentlich im Bereiche des visceralen Blattes (*pv*), von ansehnlicher Höhe und nicht so sehr von denen der Vorniere unterschieden (Fig. 1—3), werden aber mit der höheren Entwickelung und der grösseren Ausdehnung der Bauchhöhle immer niedriger, bis sie endlich am Ende der Entwickelungsperiode ganz flache Plattenepithelzellen von nur 0,003—0,005 Mm. Höhe darstellen, die nun bedeutend von denen der Vorniere abweichen (Fig. 4). Die Bil-

dung des Glomerulus der Vorniere (*gl'*) geht bei Rana temporaria und Triton alpestris im Wesentlichen in der Weise vor sich, wie dies Götte bei Bombinator igneus dargestellt hat. Die im Bereiche der Vorniere aus dem dieser gegenüberliegenden visceralen Peritoneum sich erhebende Hervorragung wird immer prominenter, wobei sich ihr Inneres mit reichlichen Spindelzellen und Blutzellen erfüllt, und rückt mit ihrer Wurzel nach oben zur sogenannten Radix mesenterii, so dass sie sich endlich im Niveau des dorsalen Vornierentheils befindet (Fig. 2, 3 *gl'*). Sie bildet nun einen länglichen Glomerulus[1]), der sich immer mehr von der Radix mesenterii abhebt und schliesslich nur durch eine ziemlich dünne Lamelle mit ihr verbunden ist und der den Peritonealmündungen der Vorniere gerade gegenüber liegt resp. in sie etwas einragen kann (Fig. 4 *gl'*). Der Grad der Entwickelung dieses Glomerulus ist unabhängig von dem der Vorniere: bei den einen (Rana) wächst er in grösserem Maasse als die früh verkümmernde Vorniere, bei den andern (besonders bei Salamandra) entwickelt sich die Vorniere noch weiter, nachdem der Glomerulus, wenigstens in der Breitendimension, begonnen hat, sich rückzubilden. Die bekleidenden Epithelzellen gehen bereits beim Entstehen des Glomerulus eine eigenartige Differenzirung gegenüber den übrigen Zellen des visceralen Peritoneums ein, indem sie sich, wie bei Bombinator igneus (Götte), auch bei Rana temporaria und Triton alpestris zu rundlichen und ungleich grossen Zellen entwickeln, welche dem Glomerulus eine unregelmässig höckerige Oberfläche verleihen und ihre eigenthümliche Gestalt auch noch eine Zeit lang bewahren, nachdem die anliegenden Epithelzellen des Peritoneums sich bereits abgeflacht haben; die das Innere erfüllenden Spindelzellen und Blutzellen hingegen bilden sich erst bei den späteren Sta-

---

[1]) Dieser Glomerulus bietet bezüglich seines Wachsthums und seiner Ausdehnung bei den einzelnen untersuchten Amphibien einige Differenzen dar, welche namentlich auf dem relativen Längenwachsthum des Glomerulus gegenüber der sagittalen Ausdehnung der Vorniere beruhen: bei Rana nimmt er anfangs das Niveau der hinteren Hälfte der Vorniere ein und dehnt sich allmälig so aus, dass er hinten über ihr Ende überragt, vorn hingegen ihren Anfang nicht ganz erreicht; bei Triton hingegen beginnt er schon sehr frühzeitig gleich hinter der vorderen Peritonealcommunication und wächst im Verlauf der weiteren Entwickelung bis vor den Vorderrand derselben vor. Die grösste Breiten- und Dickendimension bietet der Glomerulus bei allen untersuchten Amphibien anfangs in seinem vorderen Drittel dar, während er später die bedeutendste Entwickelung in seiner Mitte zeigt: es ist also hier ein successive von vorn nach hinten fortschreitendes Wachsthum zu constatiren.

dien zu, mit der Aorta in Zusammenhang stehenden Gefässschlingen aus.

## B. Die Entwickelung der Urniere und die weiteren Veränderungen der Vorniere, ihres Ausführungsganges und ihres Glomerulus.

(Taf. I Fig. 5. Taf. II u. III Fig. 17—31.)

Das in seiner Entwickelung im vorigen Capitel beschriebene System der Vorniere, ihres Ausführungsganges und ihres Glomerulus repräsentirt während einer längeren Zeit des Larvenlebens das einzige der Excretion dienende Organ. Erst bei 16 Mm. langen Larven von Rana temporaria und bei 14—15 Mm. langen Larven von Triton alpestris und Salamandra maculata beginnt die Entwickelung eines neuen Organs, der Urniere, das in seiner weiteren Ausbildung sich mit dem Vornierengange verbindet und nun die Hauptfunctionen der Excretion übernimmt, sowie auch z. Th. zu den sich inzwischen differenzirenden Geschlechtsorganen in Beziehung tritt.

Während sich dieses System der Urniere nach und nach immer mächtiger entfaltet, geht das der Vorniere Veränderungen ein, die hier gleich, z. Th. vorausgreifend, behandelt werden sollen.

### 1) Weitere Veränderungen der Vorniere und ihres Glomerulus.

Diese Veränderungen sind zuerst von Wittich dahin beschrieben worden, dass die die Vorniere versorgenden Gefässe und der Glomerulus derselben obliteriren und dass, während die Lumina der einzelnen Vornierenwindungen an Durchmesser abnehmen und ihre Epithelzellen sich mit bräunlicher körniger Masse füllen, der noch permeable Ausführungsgang sich ziemlich scharf von der Vorniere abgrenzt aber immer noch seinen ursprünglichen Zusammenhang zeigt. Schliesslich, so lauten die Angaben der Autoren seit J. Müller [1], fällt die gesammte Vorniere einem vollkommenen Reductionsprocesse anheim: nur ausnahmsweise wurden von Leydig bei erwachsenen Exemplaren von Salamandra und Menopoma Rudimente beobachtet und von ihm als Vornierenreste, von Götte als Ueberbleibsel des Glomerulus gedeutet [2]: Spengel vermisste dieselben bei Salaman-

---

[1] Wittich macht bezüglich einer vollkommenen Verkümmerung keine näheren Angaben.

[2] Bezüglich des auf Taf. III Fig. 28 abgebildeten Rudimentes von Meno-

dra, während er bei Menopoma eine der von Leydig beschriebenen ähnliche Bildung fand. Den vor dem Bereiche der Urniere befindlichen Abschnitt des Vornierenganges anlangend, wird von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren angegeben, dass er persistire und Beziehungen zu den Genitalien eingehe; nur Schneider und Spengel geben eine Resorption desselben an, indem ganz neu gebildete (Schneider) oder von ihm abgespaltene Müller'sche Gänge (Spengel) die ihm früher zugeschriebene Function übernehmen.

Meinen an Salamandra maculata ausgeführten Untersuchungen zufolge vollzieht sich die weitere Umbildung der Vorniere (Taf. I Fig. 5) in zwei Phasen, in einer höheren Entwickelung und in einer darauf folgenden allmäligen Reduction, die aber nicht immer zum vollständigen Schwunde führt. Die höhere Entwickelung[1]) geht vor sich bei den Embryonen bis zum September und besteht in einer, allerdings nicht sehr bedeutenden, Vergrösserung der Vorniere in toto, die namentlich durch eine verschiedengradige Verlängerung und Schlängelung der anfangs mit Blindsäckchen versehenen, später meist nur einzelne Erweiterungen darbietenden Canäle bedingt wird. An dieser Verlängerung nehmen die beiden Abschnitte in ungleicher Weise Antheil, indem vorwiegend, später ausschliesslich, der dorsale, aus den beiden Peritonealcanälen zusammengesetzte, sich verlängert, während der ventrale schliesslich sogar eine Verkürzung darbietet, die z. Th. nur durch eine successive Spaltung von den Peritonealcanälen her nach hinten erklärt werden kann. Eine bemerkenswerthe Aenderung der Dickendimensionen der Canäle und ihrer Epithelbekleidung kommt nicht zur Beobachtung, hingegen gewinnt, veranlasst durch die Ausdehnung der paarigen Schlundverbindung nach hinten, der an die Vorniere

---

poma ist die Möglichkeit einer Vergleichung mit der Vorniere oder ihrem Glomerulus nicht von der Hand zu weisen, wie sich auch Spengel der letzteren von Götte gegebenen Deutung zuneigt. Was indessen den (auf Taf. IV Fig. 29 abgebildeten) rudimentären Körper von Salamandra anlangt, so spricht dessen grosse Nähe an dem ersten Urnierencanälchen sehr gegen die Deutung als Rest der Vorniere oder ihres Glomerulus, da diese bekanntlich um sechs Myokommata von dem Urnierenanfang entfernt sind; es handelt sich wahrscheinlich viel eher um ein rudimentäres Urnierencanälchen. Meine früher gemachten bezüglichen Angaben (Zur Entwickelung der Amphibienniere pag. 104 Anm. 140 und pag. 120) werden damit erledigt.

[1]) Bei Rana temporaria kommt diese Phase bereits vor der Entwickelung der Urniere zur Ausbildung, so dass die weiteren Veränderungen der Vorniere während der Differenzirung der Urniere lediglich aus einer Verkümmerung derselben bestehen.

angrenzende Theil der Bauchhöhle speciellere Beziehungen zu derselben, die schliesslich zur Bildung eines die Vorniere ventral deckenden und speciell den Glomerulus umhüllenden paarigen Divertikels führen. Der Glomerulus selbst zeigt, abgesehen von einer successiven Abflachung seines bekleidenden Epithels (so dass dieses nun seinen eigenthümlichen Character aufgibt und dem Peritonealepithel gleicht) und einer vollständigen Ausbildung seiner Gefässe, keine wesentliche Aenderung. — Die Reduction der Vorniere beginnt bei den Embryonen aus dem Ende des September und spricht sich zunächst weniger in einer Verminderung der Grösse, als in einer, anfangs in sehr schwankender Weise stattfindenden, Obliteration der vorderen Peritonealcommunication aus, die sogar in einzelnen Fällen sehr lange persistiren kann; viel später, meist erst bei den jungen Thieren aus dem Herbst des nächsten Jahres, fällt auch die hintere Peritonealcommunication diesem Reductionsprocesse anheim. Die Grösse der Vorniere bleibt lange ohne wesentliche Veränderung; später beginnen, ziemlich gleichzeitig mit der Rückbildung der äusseren Kiemen, ihre Canäle unter Quellung und Trübung der bekleidenden Epithelien allmälig zu obliteriren: die Vorniere bildet nun einen Complex, in dem zunächst einzelne Canalabschnitte durch solide Epithelstränge ersetzt werden: weiterhin, bei den jungen Thieren aus dem Herbste, nimmt diese Umwandlung in Stränge so überhand, dass nur geringe Canalreste noch existiren, bis auch endlich diese sich in Stränge umbilden, ein Process, der unter grossen zeitlichen Schwankungen verläuft. Bei den ausgewachsenen Thieren hat sich die Vorniere grösstentheils vollkommen zurückgebildet: es fanden sich zwar bei allen untersuchten Exemplaren an der fraglichen Stelle Zellenhaufen, aber von so unregelmässiger Gruppirung, dass ein Vergleich mit der Vorniere im höchsten Maasse problematisch ist: nur einmal (bei einem männlichen Exemplare von 110 Mm. Länge wurde linkerseits ein lateral-ventral neben Aorta und ventral neben dem Grenzstrange des Sympathicus liegender ziemlich grosser 0,23 Mm. hoher und 0,45 Mm. breiter) Zellencomplex gefunden, dessen mässig grosse Zellen eine undeutliche Gruppirung zu gewundenen Strängen zeigten und durch reichliche dazwischen liegende Blutgefässe nach Art der Vorniere von einander geschieden waren: dieses Vornierenrudiment lag dem aus doppelt so grossen Zellen zusammengesetzten Sympathicusganglion dicht an, von ihm sich durch seine kleineren Zellen deutlich unterscheidend. Während dieses Rückbildungsprocesses schreitet die Sonderung von der Bauchhöhle durch weitere Aus-

bildung des Divertikels (Fig. 5 *cp*) immer mehr vorwärts; zugleich beginnt am lateralen Ende desselben eine Epithelerhöhung (*p'*) Platz zu greifen, die sich successive auf die ganze ventrale Fläche der Vorniere fortsetzt und sich schliesslich auch lateral und distal von derselben auf die Rückwand der Bauchhöhle ausbreitet. Mit dieser (wiederum gleichzeitig mit der Kiemenreduction stattfindenden) Ausbreitung nach aussen und hinten geht fernerhin eine Rückbildung (Abflachung) des im Divertikel gelegenen Epithels Hand in Hand, womit sich eine successive Verengerung des Divertikels verbindet. Durch diese letztere Veränderung wird der Glomerulus immer mehr eingeengt und bietet, vielleicht nicht ohne Beziehung zu ihr, eine allmälige Reduction dar, die anfangs nur seine Gefässe, dann seine ganze Masse betrifft. Mit der completen Rückbildung der äusseren Kiemen ist er meistens verschwunden, doch kamen auch vereinzelte Fälle zur Beobachtung, wo er bei jüngeren Thieren noch in rudimentärem Zustande persistirte.

Auf das fernere Verhalten des Vornierenganges gehe ich erst weiter unten (sub 2 c.) ein.

### 2) Entwickelung der Urniere.

Die Urniere[1]) legt sich bekanntlich in einer mehr oder minder grossen Anzahl von auf einander folgenden Anlagen an. Diese Anlagen werden von allen Untersuchern mit alleiniger Ausnahme Remak's, der eine Bildung der Urniere aus dem Nahrungsrohr für möglich hält, als Abkömmlinge des mittleren Keimblattes aufgefasst. Bezüglich der specielleren Verhältnisse dieser Entstehung und ersten Ausbildung der Urniere indessen gehen die verschiedenen Darstellungen der Autoren weit auseinander: Die Einen (Rathke, J. Müller, Reichert, Vogt, Götte 1869) behaupten eine selbstständige Entstehung der einzelnen Drüsencanäle in loco, und zwar entweder in Form von queren Platten (Rathke 1820) oder Körnern (Rathke 1825) oder in Gestalt von kleinen Bläschen, welche sich zu gewundenen Canälen entwickeln (Müller) oder in der Anord-

[1]) Niere: J. Müller, Baer, Reichert, Vogt, Burnett, Remak, Rathke, Götte; — Nebenhoden und Niere: Duvernoy; — Urniere (Wolff'scher Körper): Bidder, H. Meckel, Marcusen, Wittich, Gegenbaur, Semper; die Aehnlichkeit mit der Urniere der höheren Wirbelthiere hat übrigens bereits Rathke in seinen frühesten Arbeiten betont, ohne aber eine wirkliche Homologie mit dieser anzunehmen.

nung als solide Körperchen, welche sich erst später aushöhlen und zu Canälen verlängern (Vogt, Götte), die sich mit dem Ausführungsgange der Vorniere vereinigen (Götte); — die Anderen (v. Wittich, Burnett und Rathke) lassen die Nierencanälchen durch Ausstülpung aus dem Ausführungsgange der Vorniere entstehen und durch weitere Ausbuchtungen und Verästelungen dieser ursprünglich knopfförmigen Anlagen sich vergrössern; — Marcusen scheint eine gemeinsame Bildung der Urniere incl. Ausführungsgang in loco anzunehmen; — Götte beschreibt in seiner zweiten und dritten Veröffentlichung (1873, 1875) eine Entstehung der Urniere durch Ausstülpung aus der Urogenitalfalte des Peritoneums und lässt in der zweiten Mittheilung (1873) die folgende Entwickelung so vor sich gehen, dass die gemeinsame Anlage sich darauf von der Bauchhöhle abschnürt und in eine Reihe getrennter Schläuche zerfällt, während er in der dritten (1875) eine separate Ausstülpung einzelner Drüsencanäle und nachherige Abschnürung derselben von der Peritonealhöhle angibt: letzterer Ansicht schliesst sich auch Spengel[1] an. Nach Götte vergrössern und erweitern sich nun die so von den Urogenitalfalten abgeschnürten kleinen Schläuche, wobei der untere Theil sich zu einem schlanken, mit mässig hohen Epithelzellen besetzten, Rohre (fertiges Harncanälchen) ausbildet, während das obere Ende sich als ein sehr enger und dickwandiger, mit gedrängten hohen Epithelzellen bekleideter, Blindsack erhält. Die weitere Entwickelung findet an diesem oberen Ende statt, derart, dass jeder »Nierenschlauch« hier in eine ganze Gruppe von Röhren auswächst, welche sich von einander abschnüren und für sich verlängern und verknäueln, worauf sie sich wieder verbinden: von dieser Vergrösserung hat der lateral verlaufende »Urnierengang« zu leiden, indem er durch sie in einer Reihe bogenförmiger Krümmungen, welche den einzelnen Schläuchen entsprechen, lateralwärts nach aussen gedrückt wird. Während dieser Veränderungen, die successive von vorn nach hinten fortschreiten, entstehen ziemlich früh, bevor noch irgend ein Gefäss in der Niere auftritt, die Anlagen der Gefässknäuel als selbstständige separate Bildungen, welche erst später mit dem Gefässsystem in Verbindung treten. Die Vereinigung der einzelnen »Harncanälchen« mit dem »Urnierengang« erfolgt erst in der Mitte des

---

[1] Spengel, J. W., Die Segmentalorgane der Amphibien. Separatabdruck aus Bd. X der Verhandl. der physik.-medicin. Gesellschaft zu Würzburg pag. 1 u. 3; vergleiche auch Semper, Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 457.

Larvenlebens, derart, dass von den zwischen den einzelnen concaven Bogen des »Urnierengangs« befindlichen Vorsprüngen kurze Röhrenstämme auswachsen, welche sich mit den dickeren »Harncanälchen« vereinigen.

Ich habe die frühere Entwickelung der Urniere eingehender bei Salamandra maculata untersucht und kann mich bezüglich der allerersten Entstehung aus dem Peritoneum im Allgemeinen den Angaben Götte's und Spengel's anschliessen, während ich hinsichtlich der weiteren Differenzirungen mehrfach von Götte abweiche. Nach diesen Untersuchungen entwickelt sich die (sechs Myokommata hinter der Vorniere beginnende) Urniere erstens durch die Ausbildung einer Reihe von aufeinanderfolgenden, aber von einander getrennten primären (ventralen) Urnierenanlagen, welche innerhalb der ganzen Ausdehnung der Urniere (im 6. bis 16. hinter der Vorniere gelegenen Myokomma) entstehen, und zweitens durch eine später stattfindende Differenzirung von weiteren dorsalen Reihen von secundären, tertiären etc. Urnierenanlagen, welche nur im hinteren Bereiche der Urniere (innerhalb des 10. oder 11. bis 16. auf die Vorniere folgenden Myokomma's) sich anlegen.

### a. Entwickelung der primären ventralen Urnierenanlagen und ihre Verbindung mit dem Vornierengange (Bildung des primären Urnierenganges).

(Fig. 17—27, 31.)

Jede primäre Urnierenanlage von Salamandra maculata entsteht (Fig. 17 u. 18) als ein zwischen Aorta (*a*) und V. cava inferior (*vci*) resp. zwischen V. cava inferior (*vci*) und Vornierengang (*vg*) liegender Urnierenstrang (*u*), dessen mediales Ende mit dem parietalen Peritoneum (*pp*) zusammenhängt und der mit seinem lateralen Ende dem Vornierengange dorsal aufliegt. Im vorderen Bereiche sind diese Urnierenstränge (namentlich bei Triton alpestris Fig. 17) als solide Wucherungen des parietalen Peritonealepithels zu erkennen, für den hinteren gelingt dies nicht, da sich hier die etwas kürzeren Stränge innerhalb des Bindegewebes ohne nachweisbare directe Abstammung vom Peritoneum entwickeln. Darin liegt eine bemerkenswerthe Differenz von den Angaben Götte's und Spengel's, die von Nierenschläuchen und von Peritonealausstülpungen sprechen. Jeder Urnierenstrang wandelt sich hierauf, indem sein medialer, dem Peritoneum anliegender, Abschnitt (wahrscheinlich durch die Vergrösserung der

ihn einengenden Gefässe bedingt) verschmälert und schliesslich zum Schwund gebracht wird, sein lateraler Abschnitt hingegen sich ausdehnt und ein Lumen bekommt, zu einem mit einer Schicht hohen Cylinderepithels bekleideten ovalen Urnierenbläschen (Fig. 19 *u*, um, das dem Vornierengang auflagert und nun von dem Peritoneum weit entfernt ist. Dieses Bläschen vergrössert sich nach allen Richtungen (Fig. 20) und deckt dann den Vornierengang mit dem mittleren Theile seiner ventralen Wandung, die hierdurch eine ventrale Einbuchtung (Einstülpung) *iv* bekommt. Zu dieser ventralen Einstülpung, die sich dann allmälig weiter ausbildet (wobei zugleich zwischen sie und Vornierengang Bindegewebe einwuchert) gesellt sich eine zweite, dorsale Einstülpung (Fig. 21 *id*): beide bedingen die Umbildung des Urnierenbläschens zum Urnierencanälchen (Fig. 21 *u*), dessen Wand zunächst noch aus den gleichen hohen Cylinderzellen zusammengesetzt ist. Dieses Urnierencanälchen zeigt eine doppelte, eine frontale und eine horizontale Krümmung; die erstere constantere ist S-förmig und führt zur Bildung eines medialen (*um*), intermediären (*ui*) und lateralen Schenkels (*ul*), die letztere ist weniger regelmässig ausgebildet und zeigt bald eine einfache schräge, bald eine S-förmige Krümmung, derart, dass stets der mediale Schenkel des Vornierencanälchens zugleich am meisten proximal liegt. Damit ist die wesentliche Anlage des Urnierencanälchens gegeben, dessen weitere Veränderungen einfach in der höheren Differenzirung seiner einzelnen Schenkel bestehen; eine Zertheilung dieses Canälchens in neben einander liegende getrennte Knäuel von kürzeren oder längeren Röhren, welche aber während des weiteren Wachsthums zusammenstossen und sich verbinden, wie Götte behauptet, habe ich trotz eingehender auf diesen Punct gerichteter Untersuchungen nicht constatiren können[1]). Diese höheren Differenzirungen des Urnierencanälchens bestehen nun darin: dass es 1) an seinem proximalen medialen Schenkel die erste Anlage des Malpighi'schen Körperchens und der Bowman'schen Kapsel bildet; 2) an der Grenze zwischen medialem und intermediärem Schenkel eine ventrale Ausstülpung hervortreibt, die bestimmt ist, den Peritonealcanal herzustellen, 3) an seinen sich sehr beträchtlich verlängernden intermediären und lateralen Schenkeln eine reiche Anzahl von complicirten Windungen entwickelt und 4) mit seinem lateralen Ende mit dem Vornierengange in Communication tritt. Von diesen Differenzirungen

[1]) Vergl. übrigens pag. 73 Anm. 99 meiner früheren Arbeit.

bildet sich die unter 4) angeführte zuerst aus; ihr reihen sich dann successive, jedoch durchaus nicht in regelmässiger Folge, die unter 1)—3) registrirten Entwickelungsvorgänge an[1]). 1) Die Entwickelung des Malpighi'schen Körperchens (Fig. 23—27 *ugl*) und der Bowman'schen Kapsel (*umk*) wird durch die, medialen und intermediären Schenkel dorsal trennende, dorsale Einstülpung (*id*) eingeleitet (Fig. 23)[2]). Indem sich zwischen den beiden Epithellamellen derselben Spindelzellen und rothe Blutzellen (*ggl*) ausbilden, wandelt sich diese Einstülpung zum rundlichen Malpighi'schen Körperchen um, das ventral in das Lumen des Urnierencanälchens vorspringt und hier der ventralen Wand des medialen und einem Theil der dorsalen des intermediären Canälchens gegenüberliegt, die sich unter Epithelabflachung zur Bowman'schen Kapsel gestalten. Die zwischen den cylindrischen Epithellamellen befindlichen Bindegewebs- und Blutzellen entstehen und vermehren sich in loco, ohne dass eine Abstammung durch Sprossung von der Aorta her nachgewiesen werden könnte. Fernerhin entwickeln sie sich successive zu einem selbstständigen Gefässknäuel, der nun erst, wie dies Götte auch angibt, sich mit der Aorta verbindet; — eine tiefer gehende palingenetische Bedeutung ist diesem Befunde nicht zuzuschreiben und komme ich unten wieder darauf zurück. Mit der höheren Ausbildung seines Inhaltes wird das Malpighi'sche Körperchen immer grösser und flacht seine Epithelbekleidung (*ugle*) in raschem Verlaufe ganz ab, so dass es nun schwer wird, dieselbe auf Schnitten nachzuweisen, niemals aber kommt es zu einem Schwund derselben, wie aus den Angaben früherer Autoren hervorzugehen scheint. Gleichzeitig differenzirt sich die Anlage der Bowman'schen Kapsel zu einer medialen grösseren, das M. K. umhüllenden, Blase mit ganz flachem Epithel und einem lateralen engeren und mit höherem Epithel bekleideten canalartigen Abschnitte (dem Hals der Bowman'schen Kapsel Fig. 26,

[1]) Das Detail, besonders rücksichtlich der Zeitfolge, ist hier nicht zu geben, und verweise ich deshalb auf den specielleren Theil meiner früheren Arbeit. Ich sehe zugleich hier von den dort angeführten wechselseitigen zeitlichen Beziehungen ab und führe die Veränderungen nach der im Texte gegebenen räumlichen Folge an.

[2]) Götte lässt einzelne der blinden Röhrenenden sich verdicken, so dass ein Zellenpfropf nach innen gegen die Lichtung vorwächst, und lässt unentschieden, aus was für Zellen dieser Zellenpfropf bestehe; später macht er sogar die Angabe, dass er eine epitheliale Absonderung der die Innenfläche des Zellenpfropfes bildenden Zellen nicht habe erfolgen sehen. Ich kann ihm hierin nicht beistimmen und finde eine epitheliale Bekleidung in diesen frühen Zuständen stets sehr deutlich ausgeprägt.

27 *umkh*), der sich in die übrigen Abschnitte des Urnierencanälchens fortsetzt. 2) Die Ausbildung des in seinem fertigen Zustande bei ausgewachsenen Thieren bereits von SPENGEL und MEYER beschriebenen wimpernden Peritonealcanals des Urnierencanälchens Fig. 23—25 *up'*, Fig. 26 u. 27 *up*) [1]) erfolgt unter gleichzeitiger Betheiligung des Canälchens (durch Entwickelung einer ventralen Ausstülpung an der Grenze von medialem und intermediärem Schenkel) (*up'*) und des parietalen Peritoneum's (unter Erhöhung ihres Epithels an der Stelle, wo die ventrale Ausstülpung ihm anliegt) (*pp''*) durch einen Durchbruch der zweischichtigen, aus Urnieren- und Peritonealepithel zusammengesetzten Wand. Der anfangs kurze und im medialen und ventralen Bereiche der Urniere mit der Bauchhöhle communicirende Peritonealcanal verlängert sich successive zu einem mässig langen Gange, dessen abdominale Oeffnung (Peritonealtrichter, Wimpertrichter) allmälig etwas lateral rückt und der nach einem lateral und dorsal gerichteten Verlaufe schliesslich in das laterale Ende des Halses der BOWMAN'schen Kapsel einmündet (Fig. 26 u. 27 *up*). 3) Der von dieser Einmündung beginnende (ursprüngliche intermediäre und laterale) Abschnitt entwickelt sich unter sehr beträchtlicher Verlängerung und Krümmung zu dem voluminösesten Theil des Urnierencanälchens, wobei seine Epithelbekleidung vom lateralen Ende beginnend eine successive, nicht sehr beträchtliche Abflachung erleidet [2]). Später geht die Differenzirung eines kürzeren engen medialen, eines längeren weiten intermediären und eines längeren ziemlich engen lateralen Abschnittes vor sich, die mit zunehmendem Alter sich weiter verlängern und verknäueln. Eine Folge dieser Verlängerung ist eine Veränderung der ursprünglichen Lage dieser Abschnitte, so dass nun der erste und letzte (mit Ausnahme seines lateralen in den Vornierengang mündenden Endes) vorwiegend im ventralen, der zu zweit erwähnte hauptsächlich im dorsalen Bereiche der Urnierenanlage sich ausbreiten. Zugleich kommt es zu einer ungleichen Vergrösserung der Canaldurchschnitte und einer specifischen Differenzirung der Epithelbekleidung der einzelnen Abschnitte. SPENGEL

---

[1]) MEYER bezeichnet die abdominalen Mündungen dieser Canäle als Stomata, SPENGEL benennt sie Nephrostomen und vergleicht sie im Anschluss an SEMPER) den Segmentaltrichtern der Plagiostomen und Anneliden.

[2]) Diese Umwandlung der Epithelien hat auch schon GÖTTE, wenn ich ihn recht verstehe, gesehen und (Entwickelungsgeschichte der Unke pag. 829) kurz angedeutet, wo er von dem ganz allmäligen Uebergang der grossen Zellen in das flachere Epithel der relativ fertigen Harncanälchen spricht.

hat diese späteren Verhältnisse bei einer grossen Anzahl von Amphibien eingehend untersucht und kommt bei Urodelen ebenfalls zur Aufstellung von drei verschiedenen Canalabschnitten, während er bei Coecilien und Anuren noch einen vierten (zwischen dem zweiten und dritten Abschnitte der Urodelen eingeschalteten) Abschnitt nachweisen konnte: im Uebrigen verweise ich auf die trefflichen Angaben dieses Untersuchers. 4) Die Einmündung des Urnierencanälchens in den Vornierengang (Fig. 22 u. 23 *ul* + *vg*) geschieht unter gleichzeitiger Betheiligung der beiden bezüglichen Theile durch eine innige Anschmiegung des lateralen Canälchenendes (*ul*) an die dorsale Wand des Ganges (*vg*) und durch eine hierauf stattfindende Veränderung und unregelmässige Gruppirung der Epithelzellen beider Theile (Fig. 22); eine hierbei stattfindende dorsale Ausstülpung des Vornierenganges, wie sie Götte beschreibt, habe ich niemals gefunden. Ist die innige Verschmelzung der Wände des Vornierenganges und des Urnierencanälchens erfolgt, so beginnt die beide Lumina trennende Scheidewand, mit grösster Wahrscheinlichkeit durch eine Lockerung und ein Auseinanderweichen der sie zusammensetzenden Epithelzellen, zu schwinden. Schliesslich kommt es zur vollständigen Bildung einer offenen Communication (Fig. 23 *ul* + *vg*), die also weniger durch einen Auflösungsprocess der Zellen als durch eine Trennung derselben entsteht. Nach Bildung der Communication erleiden die cylindrischen Epithelzellen des Urnierencanälchens eine Abflachung, die sie mit den Epithelzellen des Vornierenganges in mehr oder minder grosse Uebereinstimmung bringt. Die ursprünglich in der Vertikalen erfolgende Richtung der Einmündung nähert sich nach und nach der horizontalen, wozu im hinteren Abschnitte noch eine distale Verschiebung hinzukommt. Mit der erfolgten Einmündung der Urnierencanälchen in den Vornierengang gewinnt dieser zu seiner bisherigen Function als Ausführungsgang der Vorniere die neue, auch das Secret der Urnierencanälchen aufzunehmen und fortzuleiten. Er wird also zugleich Vornierengang und Urnierengang oder, indem ich die von Gegenbaur[1]) in die vergleichende Anatomie eingeführte Bezeichnung benutze, primärer Urnierengang.

Die beschriebene Entwickelung bieten sämmtliche einzelnen Urnierenanlagen mit Durchlaufung aller Stadien dar. Indessen findet dieselbe durchaus nicht gleichzeitig statt, sondern geht in der

[1]) Gegenbaur C. Grundzüge der vergleichenden Anatomie 1870. pag. 864.

Weise vor sich, dass, wie schon Wittich und Götte angeben, die mehr vorn liegenden Anlagen den auf sie folgenden in ihren Entwickelungsphasen successive vorangehen. Und zwar ergibt sich für die untersuchten Exemplare von Salamandra maculata folgende Reihe:

Mitte Juli: Stränge im 6.—8. hinter der Vorniere gelegenen Myokomma.

Ende Juli: Bläschen im 6.—8. M., Stränge im 9. und 10. resp. 9.—11. M.

Mitte August: Canälchen im 6.—8. (resp. 9.) M., Bläschen im 9. und 10. (resp. 11.) M., Stränge im 11. und 12. M.

Ende August: Sehr verlängerte Canälchen mit Peritonealcommunication im 6.—9. M., einfache Canälchen ohne Communication im 10. und 11. M., Bläschen im 12. (resp. 11. und 12.) M., Stränge im 13. M.

September: Verschieden entwickelte Canälchen im 6.—12. M., Bläschen im 13. M., Stränge im 14. (resp. 14. und 15. M.

October: Canälchen im 6.—13. (resp. 14.) M., Bläschen im 14. (resp. 14. und 15.) M., Stränge im 15. M.

Frühling: Canälchen im 6.—14. (resp. 15.) M., Bläschen und Stränge im 15. und 16. M.

Frühsommer: Canälchen im 6.—16. M.

Mit dem letzten Stadium ist die Ausbildung der primären Reihe der Urnierencanälchen im Wesentlichen vollendet; es ist aber ausdrücklich zu betonen, dass diese Zeit- und Entwickelungsfolge zwar in den allermeisten Fällen, aber nicht immer gewahrt ist, indem mitunter auch (wie dies schon Wittich betont) vor oder zwischen bereits gebildeten Anlagen eine Neubildung stattfindet. Die Anlagen sind in ihren früheren Entwickelungsstadien leicht zu scheiden; später hingegen lagern sie sich so innig an einander, dass eine Abgrenzung unmöglich wird. Die Urniere stellt dann (bei den Embryonen aus dem Anfang des September) ein aus primären Anlagen zusammengesetztes Gebilde dar, das vorn, wo die ausgebildeten Anlagen liegen, ziemlich breit beginnt und einen einheitlichen Complex bildet, hinten dagegen, wo es aus noch unentwickelten Anlagen zusammengesetzt ist, schmal ausläuft und noch eine deutliche Gliederung erkennen lässt. Letztere verschwindet auch mit der weiteren Ausbildung, die späterhin gerade im hinteren Abschnitt der Urniere eine bedeutende Höhe erreicht. Die Urniere stellt dann ein in ihrer ganzen Ausdehnung einheitliches Organ dar; doch gelingt es auch

bei erwachsenen Thieren, die einzelnen Anlagen des vorderen Urnierenabschnittes nach ihren MALPIGHI'schen Körperchen und Peritonealcanälen abzugrenzen und abzuzählen.

SPENGEL[1]) hat darauf hin eine grössere Anzahl von ausgewachsenen Amphibien untersucht und auf ein Myokomma je 1 Urnierencanälchen bei einem Exemplare von Spelerpes variegatus, meist je 2 Urnierencanälchen bei Spelerpes fuscus, in der Regel je 3 Urnierencanälchen bei Salamandra maculosa, Triton cristatus und taeniatus, Proteus anguineus und einem männlichen Individuum von Siren lacertina und endlich je 4 Urnierencanälchen bei Siredon pisciformis gefunden. Damit stimmen meine bei der Entwickelung der Salamandra maculata gewonnenen Befunde z. Th. ungefähr überein, indem ich hier 1—2 Urnierencanälchen im Bereiche des 6., 2—3 im Bereiche des 7.—10. und 3—4 im Bereiche des 11. Myokomma's beobachtete; für die darauf folgenden Myokommata hingegen, in deren Bereiche der hintere Urnierenabschnitt liegt, ergibt die Untersuchung junger Entwickelungsstadien, wo eine Abzählung der noch einfach gebauten primären Urnierencanälchen ganz gut möglich ist, 3—4 oder 4—5 Urnierencanälchen im Bereiche des 12., 4—5 Urnierencanälchen im Bereiche des 13. und 5—6 Urnierencanälchen im Bereiche des 13. bis 16. Myokomma's. Es sind also bei Salamandra maculosa die einzelnen primären Urnierenanlagen nicht in gleichmässiger Weise auf die einzelnen Myokommata vertheilt, sondern zeigen nach hinten zu eine Zunahme ihrer Anzahl. Ob sich bei anderen Amphibien mit Berücksichtigung des hinteren Urnierenabschnittes Aehnliches ergibt, oder ob auf diese die von SPENGEL für den vorderen Urnierenabschnitt betonte gleichmässige Vertheilung ohne Weiteres übertragen werden kann, bedarf der Aufklärung durch die Entwickelungsgeschichte dieser Species. Indessen verbreiten die Angaben SPENGEL's über die Zahl der Sammelröhren des Beckentheils der männlichen Individuen (die, wie sich weiter unten ergeben wird, im Wesentlichen der Anzahl der primären Anlagen des hinteren Abschnittes entsprechen muss) einiges Licht über diesen Punct und sprechen mit Wahrscheinlichkeit für eine von Anfang an ungleichmässige Vertheilung der Urnierencanälchen. SPENGEL scheint es, dass bei den weiblichen Individuen die Zahl der Sammelröhren des Beckentheils der Zahl der Canälchen des Genitaltheils entspreche und auf diese, allerdings nicht sichere, Beobachtung hin

[1]) SPENGEL, Urogenitalsystem der Amphibien pag. 42 f.

plaidirt er für eine von Anfang an gleichmässige Anordnung der Anlagen; die abweichenden Zahlenverhältnisse bei den Männchen sucht er durch die Annahme einer secundären Vermehrung zu erklären.

Die beschriebene Ausbildung dieser primären Urnierenanlagen bei Salamandra maculata beginnt, wie schon oben erwähnt, räumlich erst im Bereiche des 6. oder 7. hinter der Vorniere gelegenen Myokomma's. Indessen bleibt auch die zwischen Vorniere und Anfang der Urniere gelegene Strecke nicht ganz unbetheiligt, indem sich auch hier, vom parietalen Peritoneum einwuchernd, epitheliale Stränge (Fig. 31 *u'*) bilden, die zwar wenig regelmässig angeordnet sind und sich wenig von den umliegenden Geweben abheben, indessen nach Lage und Gestalt den Urnierensträngen gleichen. Diese Stränge bleiben einige Zeit lang auf dieser niederen Entwickelungsstufe stehen und bilden sich allmälig wieder zurück, so dass sie als abortive Urnierenstränge aufgefasst werden können. Aehnliche Bildungen, z. Th. sogar in Form von Schläuchen und Canälen fanden WALDEYER [1]) und SPENGEL [2]) auch bei verschiedenen erwachsenen Amphibien neben dem MÜLLER'schen Gange liegend; der Erstere hält sie für Rudimente der Urnierencanälchen, der Letztere lässt es unentschieden, ob sie als Reste des MÜLLER'schen Ganges oder als rudimentär gebliebene Urnierenknäuel aufzufassen sind.

### b. Entwickelung der secundären, tertiären etc. dorsalen Urnierenanlagen und ihre Verbindung mit den primären (Bildung von Sammelröhren).

(Fig. 28—30.)

Viel später beginnt bei Salamandra maculata die Differenzirung der im Bereiche des 10. oder 11. bis 16. hinter der Vorniere befindlichen Myokomma's gelegenen, also auf den hinteren Theil der Urniere beschränkten secundären, tertiären etc. dorsalen Urnierenanlagen. — Was zunächst die secundären dorsalen Urnierenanlagen (Fig. 28—30 *ud*) anlangt, so treten dieselben bei 19—23 Mm. langen Embryonen aus dem September in einer Reihe medial und dorsal von den bereits gebildeten primären Urnierencanälchen gelagerter secundärer dorsaler Urnierenstränge auf, die in ihrer Anzahl ungefähr mit den im Bereiche

---

[1]) WALDEYER, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870 pag. 147.

[2]) SPENGEL a. a. O. pag. 59, 60.

derselben Myokommata gelegenen primären Urnierenanlagen übereinstimmen und im Wesentlichen den frühesten Entwickelungsstadien derselben gleichen; wie diese lassen sie bei ihrem ersten Entstehen auch keine Abstammung von dem parietalen Peritoneum mehr erkennen. Diese Stränge bilden sich successive in secundäre dorsale Urnierenbläschen und Urnierencanälchen um, ein Vorgang, der die Verhältnisse bei der Bildung der primären Anlagen im Wesentlichen wiederholt [1]). Wie bei jenen kommt es auch hier zur Differenzirung von MALPIGHI'schen Körperchen und BOWMAN'schen Kapseln, zur Entwickelung von ventralen Ausstülpungen [2]) und zur Ausbildung mannigfach gewundener und specifisch differenzirter Canalabschnitte; während aber die lateralen Endstücke bei den primären Vornierencanälchen direct in den Vornierengang einmündeten, treten dieselben bei den secundären Canälchen nicht direct mit dem Vornierengange, sondern mit den lateralen Abschnitten der primären Canälchen in offene Communication, so dass nun diese Sammelröhren für die primären und secundären Urnierencanälchen darstellen. — Die tertiären (dorsalen) Urnierenanlagen legen sich etwas später als die secundären (bei Embryonen aus dem Ende des October), in demselben Bereiche der Urniere oder etwas weiter hinten beginnend, als medial und dorsal von den secundären Canälchen gelegene und mit deren Zahl ziemlich übereinstimmende Stränge an, die sich nun successive in ganz übereinstimmender Weise mit jenen in Bläschen und Canälchen umwandeln und schliesslich in die lateralen Abschnitte der secundären Canälchen einmünden, so dass schliesslich die lateralen Abschnitte

---

[1]) Dasselbe gilt auch für die Entwickelungsfolge, die im Bereiche des 11. (resp. 10.) Myokomma's beginnt und successive nach hinten fortschreitet. Es wurde gefunden:

Mitte September: Stränge im 11. und 12. (resp. 10.—12.) Myokomma.

Ende September: Canälchen im 11. (resp. 10. und 11.) M., Bläschen im 12. M., Stränge im 13. M.

Anfang October: Canälchen im 11. und 12. (resp. 10.—12.) M., Bläschen im 13. M., Stränge im 14. M.

Ende October: Canälchen im 11.—13. M., Bläschen im 14. M., Stränge im 15. M.

Frühling: Canälchen im 11.—14. (resp. 15.) M., Bläschen im 15. (resp. 15. und 16.) M., Stränge im 16. M.

Sommer: Canälchen im 11.—16. M.

[2]) Diese ventralen Ausstülpungen stehen jedenfalls in nächster Beziehung zur Entwickelung von secundären Peritonealcanälen, die sich auch späterhin meist medial von den primären finden; indessen gelang es nicht, durch die Untersuchung den sicheren Nachweis für diese Behauptung zu führen.

der primären Canälchen Sammelröhren für die primären, secundären und tertiären Urnierenanlagen bilden. In dieser Weise geht der Entwickelungsprocess des hinteren Urnierenabschnittes weiter, indem sich nach und nach neue Reihen von dorsalen Urnierenanlagen heranbilden, die immer medial und dorsal von den bereits ausgebildeten liegen und die Entwickelungsvorgänge der letzteren wiederholen.

So entsteht nach und nach eine immer grössere Anhäufung von dorsalen Urnierencanälchen, die mit ihren lateralen Enden immer in die früher gebildeten und in ihrer frontalen Lagerung ihnen entsprechenden Canälchen einmünden, so dass schliesslich die lateralen Abschnitte der primären (ventralen) Anlagen die Sammelröhren sowohl für die ventralen als für sämmtliche ihnen metamer entsprechende dorsale Canälchen repräsentiren. Mit der weiteren (übrigens nicht näher untersuchten) Ausbildung ihrer Malpighi'schen Körperchen und Bowman'schen Kapseln, ihrer Peritonealcanäle, ihrer Windungen etc. lagern sich diese dorsalen Urnierencanälchen immer inniger an einander und an die ventralen an. Hierbei kommt es sogar zu Verlagerungen, indem ursprünglich dorsal liegende Abschnitte weit ventralwärts in den Bereich mehr ventral gelagerter Urnierentheile treten, so dass es späterhin nicht mehr gelingt, auf dem Querschnitte zu unterscheiden, welche Abschnitte den primären, welche den secundären, welche den tertiären etc. Anlagen angehören.

### c. Scheidung der Urniere in einen vorderen (Genital-) und einen hinteren (secretorischen) Abschnitt.

Durch die Ausbildung der dorsalen Anlagen tritt der hintere Abschnitt der Urniere von Salamandra maculata in Gegensatz zu dem vorderen, der lediglich aus primären ventralen Urnierencanälchen zusammengesetzt ist. Dieser Gegensatz wird mit zunehmendem Alter des Thieres immer bedeutender, so dass sich schliesslich der hintere Abschnitt zu einem ausserordentlich voluminösen und durch zahlreiche Malpighi'sche Körperchen, Bowman'sche Kapseln, Peritonealcanäle etc. ausgezeichneten Complexe entwickelt, der den vorderen Abschnitt, dessen einzelne Canälchen nur je ein Malpighi'sches Körperchen, je eine Bowman'sche Kapsel, je einen Peritonealcanal etc. besitzen, um ein Bedeutendes an Umfang übertrifft. Der vordere Abschnitt tritt somit als speciell harnbereitender Theil relativ

zurück. Indem er aber beim männlichen Geschlechte durch Ausbildung eines von sämmtlichen einzelnen Bowman'schen Kapseln ausgehenden complicirten Canalsystems (Hodennetz Spengel's) [1] mit den Hoden in Verbindung tritt, gewinnt er die Bedeutung eines Nebenhodens und kann deshalb auch als Genitalabschnitt der Urniere (Geschlechtstheil Spengel's) aufgefasst werden; Hand in Hand mit der Entwickelung dieses Hodennetzes geht die Verkümmerung resp. Obliteration der Peritonealcanäle. Der hintere Abschnitt dient nur der Harnsecretion, weshalb er secretorischer Abschnitt der Urniere (Drüsentheil, Beckenniere Spengel's) heissen mag.

Die Einmündung der Urnierencanälchen resp. Sammelröhren in den primären Urnierengang erfolgt ursprünglich im ganzen Bereiche der Urniere in einer nicht bedeutend von der frontalen abweichenden Richtung; diese Beziehung bleibt bei dem weiblichen Geschlechte für die ganze Urniere, bei dem männlichen jedoch nur für den vorderen Theil derselben erhalten, während im hinteren die Sammelröhren sich theils unter Verlängerung, theils hauptsächlich unter Abspaltung von dem primären resp. secundären Urnierengange [2], zu besonderen Complexen von ganz selbstständig nach hinten verlaufenden Harnleitern [3] gruppiren, die, je nachdem die Abspaltung vom Urnierengange mehr oder minder ausgedehnt stattgefunden hat, einzeln oder zu mehreren Canälen oder zu einem Canale (Harnleiter des hinteren Urnierenabschnittes) [4] vereinigt in das Endstück des Urnierenganges einmünden.

---

[1] Auch bei den Weibchen kommt es, wie Spengel zuerst nachgewiesen hat und wie ich bestätigen kann, zur Entwickelung eines Homologon's des Hodennetzes, das indessen nur mit der Urniere, nicht aber mit dem Ovarium im Zusammenhange steht. Ob wir in dieser Bildung eine frühe Entwickelungsstufe oder ein Reductionsstadium vor uns haben, ist noch durch die Entwickelungsgeschichte zu entscheiden. — Die Peritonealcanäle persistiren auch bei ausgewachsenen Weibchen im Bereiche des vorderen Urnierenabschnittes.

[2] Während der im Text erwähnten Differenzirungen kommt es zugleich zu der unter C. eingehender dargestellten Abschnürung des Müller'schen Ganges vom primären Urnierengange; der Rest, der zur Urniere in Beziehung bleibt, ist der secundäre Urnierengang.

[3] In meiner früheren Abhandlung hatte ich dafür den Terminus »Sammelröhren« gebraucht.

[4] Auch dafür hatte ich früher eine andere Bezeichnung, »secundärer Urnierengang« angewendet. Damals hatte ich immer die Vereinigung sämmtlicher Sammelröhren zu einem gemeinsamen Canale gefunden; da indessen, wie ich mich später überzeugt habe, die Zusammenmündung der Sammelröhren (resp Harnleiter) in einen Canal nicht die Regel ist und überdies die gebrauchte Bezeichnung dem von Gegenbaur eingeführten gleichnamigen

Diese Scheidung der Urniere in einen vorderen und hinteren Abschnitt bieten auch die anderen bisher untersuchten Urodelen dar; indessen ergibt sich hinsichtlich der specielleren Verhältnisse derselben eine ziemlich grosse Mannigfaltigkeit. Es ist namentlich das Verdienst Wittich's, Leydig's, Wiedersheim's und vor Allem Spengel's [1]), diese Beziehungen klargelegt zu haben. Indem ich bezüglich des Ausführlicheren auf des Letzteren vortreffliche Untersuchungen verweise, hebe ich aus ihnen Folgendes in Kürze hervor. Der vordere (Genital-) Abschnitt der Urniere zeigt eine sehr verschiedene Entwickelung. Bei Einigen (Spelerpes, Plethodon glutinosus, Desmognathus fuscus, Gyrinophilus porphyriticus und Batrachoseps attenuatus) ist er so geringgradrig ausgebildet, dass er einen schmalen leicht übersehbaren Streif repräsentirt, der nach hinten ganz plötzlich in den mächtigen hinteren Abschnitt übergeht: Andere (Menobranchus, Menopoma, Siren) wiederum bieten einen ansehnlich entwickelten Genitaltheil dar, der ganz allmälig in den secretorischen sich fortsetzt: die übrigen Urodelen stehen in der Mitte zwischen diesen beiden Extremen. Bei der ersten Gruppe zeigt auch das Hodennetz eine sehr geringe Differenzirung: mitunter (Spelerpes variegatus, ausserdem Proteus) kommt es hier nicht immer zur Verbindung mit sämmtlichen Bowman'schen Kapseln; Spengel lässt bei Proteus unentschieden, ob es sich hier um eine niedrigere Entwickelungsstufe oder um eine Verkümmerung handelt, bei Spelerpes tritt er für das Letztere ein, obschon gerade bei diesem die Persistenz von Peritonealcanälen im Genitaltheil des Männchens für das Erstere sprechen dürfte. Auch Malpighi'sche Körperchen wurden hier mitunter (Desmognathus fuscus) vermisst. Der mehr oder minder mächtige, hintere (secretorische) Abschnitt der Urniere wahrt seine ursprünglichen Beziehungen, so weit die Einmündungen der Sammelröhren in den primären resp. secundären Urnierengang [2]) in Frage kommen, gewöhnlich bei den Weibchen aller übrigen Urodelen und bei den Männchen von Proteus, Menobranchus und Siren. Bei den anderen beobachteten Männchen findet die (oben beschriebene) Abspaltung der Sammelröhren vom primären resp. secundären Urnierengange in der Regel wie bei den Männchen von Salamandra maculata statt: doch sind auch hier mannigfache, wenn schon nicht erheblich

Begriffe nicht entspricht, so lasse ich sie, namentlich um Verwirrungen in der Nomenklatur zu vermeiden, hiermit fallen.

[1]) Spengel, Urogenitalsystem der Amphibien. p. 42 f.

[2]) Vergl. pag. 24 Anm. 2.

von einander abweichende Verhältnisse zu constatiren: die einfachsten Beziehungen kommen Batrachoseps zu, bei dem nur das erste Sammelrohr sich von dem primären Urnierengange abspaltet und nun sämmtliche übrige Sammelröhren successive aufnimmt; in weiterer Entwickelung der Abspaltung verlaufen die Sammelröhren getrennt nach hinten und münden nun neben einander oder kurz vorher zu einem oder mehreren kurzen Canälen (Harnleitern) vereint in das Endstück des primären Urnierenganges (meiste Männchen); schliesslich kann die Abspaltung von dem letzteren vollkommen ausgebildet sein, so dass nun die Sammelröhren (Harnleiter) mit besonderen Oeffnungen in die Kloake münden (nach Schneider bei den Männchen der Urodelen, nach Spengel nur bei Ellipsoglossa nebulosa mas.).

### d. Anhang: Verhalten der Urniere bei den Coecilien und Anuren.

#### α. Urniere der Coecilien.

Die erste Kenntniss des Urogenitalsystems der Coecilien verdanken wir J. Müller und Treviranus, Mayer und Bischoff[1]; genauer wurde dasselbe indessen erst von Rathke[2], Leydig[3] und Spengel[4] beschrieben. Spengel's an einem reichlichen Materiale angestellte und auch in die Entwickelungsgeschichte Streifzüge ausführende Untersuchungen erschöpfen die aller früheren Autoren und dienen, da ich keine eigenen Erfahrungen besitze, der folgenden kurzen Uebersicht als Grundlage.

Die sehr lange und schmale, beiderseits Aorta und Vena cava inferior lateral anliegende und in der Regel (mit Ausnahme von Coecilia lumbricoides) vom Herzen bis zum Vorderende der Kloake erstreckte Urniere besteht aus einer grossen Anzahl (bei Siphonops annulatus über 60) von deutlich getrennten Urnierencanälchen, die in ihrer Anzahl den einzelnen Myokommata entsprechen und einzeln in den lateral von ihnen verlaufenden Urnierengang einmünden.

---

[1] Vergl. hierüber Spengel's und meine früheren Citate.

[2] Rathke, H., Bemerkungen über mehrere Körpertheile der Coecilia annulata. Müller's Archiv 1853. pag. 334. Taf. IX.

[3] Leydig, Fr., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien etc. pag. 81 f. und Leydig, Lehrbuch der Histologie etc. pag. 460. Fig. 226 *A*.

[4] Spengel, J. W., Urogenitalsystem der Amphibien pag. 2 f. Taf. I. II.

Diese Canälchen zeigen ebenfalls das bei den Urodelen beschriebene typische Verhalten[1]). Auch hier kann man einerseits einfache (primäre) Urnierencanälchen, die mit je einem Malpighi'schen Körperchen incl. Bowman'scher Kapsel und mit je einem Peritoncalcanal (Nephrostom Spengel's) versehen sind und nach mannigfachen Windungen mit ihrem lateralen Endstücke in den Urnierengang sich öffnen, andererseits (aus primären, secundären, tertiären etc. Anlagen) zusammengesetzte Urnierencanälchen unterscheiden, welche mit einer reichlichen Anzahl (bis zu 20) von M. K. und Peritoncalcanälen beginnen und schliesslich, indem sämmtliche einzelne Abschnitte sich verbinden, mit je einem Sammelrohre in den Vornierengang münden. Die Entwickelungsgeschichte lehrt auch, dass bei jugendlichen Larven die Urniere nur aus solchen einfachen primären, stets zwischen je zwei Myokommata liegenden, Urnierencanälchen zusammengesetzt ist. Während aber diese beiden Arten von Canälchen bei den Urodelen räumlich genau geschieden waren, derart, dass die ersteren lediglich den vorderen oder Genitalabschnitt, die letzteren lediglich den hinteren oder secretorischen Abschnitt der Urniere zusammensetzten, findet bei den Coecilien diese Sonderung nicht statt: einfache und zusammengesetzte Canälchen finden sich, selbst bei den Individuen in wechselnder Anordnung, ziemlich unregelmässig vertheilt, so dass der vordere Urnierentheil bald ausschliesslich, bald vorwiegend aus einfachen, bald auch nur aus zusammengesetzten Canälchen besteht. Im letzteren Falle tritt auch das Hodennetz, abweichend von den Verhältnissen bei den Urodelen, mit den zusammengesetzten Urnierencanälchen in Verbindung, indessen immer derart, dass die einzelnen Vasa efferentia sich nur mit den primären Bowman'schen Kapseln der Canälchen direct vereinigen, so dass also das Hodensecret nur durch die Bahn der primären Canälchen in den Urnierengang sich ergiesst.

Die erste Entstehung der Urnierencanälchen ist noch nicht bekannt. Doch machen die von Spengel bei Coecilia lumbricoides (auf pag. 9 f.) beschriebenen in das Peritoneum eingestreuten Knötchen eine Entwickelung wie bei den Urodelen wahrscheinlich. Spengel bezeichnet diese Gebilde als Rudimente der Nieren: in den hinteren derselben kann man allerdings Reductionszustände einstmals ausgebildeter Urnierencanälchen erblicken, die vordersten derselben hin-

[1]) Anstatt der bei Urodelen bekannten drei Abschnitte findet Spengel wie bei Anuren vier Abschnitte der Urnierencanälchen.

gegen dürften richtiger als abortive Urnierenstränge und Urnierenbläschen zu deuten sein.

Ein Vergleich der Urniere der Urodelen und Coecilien ergibt für die letztere eine ungleiche Höhe der Differenzirung gegenüber der ersteren. Hinter jener steht sie zurück durch die gleichmässige Anordnung in der Anzahl der Urnierencanälchen sowie durch das wie bei Urodelenweibchen etc. immer gleichmässig bleibende Verhalten des Urnierenganges in der Aufnahme der Urnierencanälchen resp. Sammelröhren, höher ist sie entwickelt durch die auch im vorderen Bereiche stattfindende Ausbildung von zusammengesetzten Urnierencanälchen, die ausserdem noch 4 Canalabschnitte unterscheiden lassen.

### β. Urniere der Anuren.

Mit Uebergehung der sehr ausgedehnten Literatur[1]) gebe ich, namentlich mit Benutzung der ausgezeichneten Untersuchungen Spengel's[2]), eine kurze Uebersicht über das Verhalten der Urniere bei den Anuren.

Die ziemlich kurze und breite Urniere findet sich im mittleren Theile der Leibeshöhle retroperitoneal jederseits neben der Mittellinie gelagert und bildet ein auf seiner Oberfläche glattes oder durch tief einschneidende Gefässe gelapptes, in der Hauptsache recht compactes Organ, das sich aus einer sehr reichen Anzahl von Urnierencanälchen zusammensetzt. Diese Urnierencanälchen beginnen mit Malpighi'schen Körperchen und Bowman'schen Kapseln mit Hals, gehen dann in vier verschiedenartig differenzirte vielfach gewundene Abschnitte über und vereinigen sich schliesslich mit dorsal gelegenen Sammelröhren, die im queren Verlaufe die Urniere durchziehen und in den ihrem lateralen Rand anliegenden oder in ihn eingebetteten Urnierengang übergehen. Die Urniere der Anuren besteht somit aus zusammengesetzten Urnierencanälchen, über deren Entstehung indessen noch die Entwickelungsgeschichte entscheiden muss; — ursprünglich in den ersten Stadien bei jungen Larven setzt sie sich, wie ich mit Götte finde, auch aus einfachen primären ventralen Canälchen zusammen; indessen ist die Kenntniss der Vorgänge von dieser allerersten Bildung an bis zum entwickelten Organe noch ganz lückenhaft und unzureichend. Die ventrale Fläche

[1]) Vergl hierüber namentlich Bidder's, Leydig's, Spengel's und meine früheren Angaben.

[2]) Spengel a. a. O. pag. 77 f.

der Urniere ist durch eine ausserordentlich reiche Anzahl von Peritonealtrichtern[1]) ausgezeichnet, die in mannigfaltigster Anordnung in Peritonealcanäle[2]) übergehen, deren weiterer Verlauf und Einmündung in die Urnierencanälchen noch nicht erkannt ist: nur einmal (bei Bufo cinereus) beobachtete SPENGEL mit Wahrscheinlichkeit eine Einmündung in den vierten Abschnitt des Canälchens[3]).

Beträchtliche Verschiedenheiten ergibt nach SPENGEL's Untersuchungen die Verbindung des Hodens mit der Urniere resp. die Anordnung des Hodennetzes. Entweder (bei Bufo cinereus) findet dieselbe durch Verbindung der Vasa efferentia mit einer Anzahl (primärer?) BOWMAN'scher Kapseln statt, von wo aus der Same durch die ganzen zugehörigen (primären?) Canälchen nach den Sammelröhren und durch diese in den Urnierengang tritt, oder (Rana temporaria und Platymantis vitianus) der Längscanal des Hodennetzes steht mit den Sammelröhren, die mit ampullenartigen Anschwellungen (reducirten primären BOWMAN'schen Kapseln?) beginnen, in directem Zusammenhange, oder die (nach Art des Bufo cinereus angelegte) Verbindung mit der Urniere ist unvollkommen (Bombinator) oder gar nicht (Discoglossus und Alytes) ausgebildet, während der Same vom Hodennetz aus in einen vor der Urniere befindlichen Quercanal (Umbiegung des LEYDIG'schen Ganges nach SPENGEL) und durch diesen in den Urnierengang tritt[4]).

---

[1]) Wimpertrichter oder Nephrostomen SPENGEL's (Wimpertrichter in der Amphibienniere. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 15. Mai 1875 pag. 369 — Urogenitalsystem der Amphibien p. 82 f.), Stomata MEYER's (Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsberichte der naturf. Gesellsch. z. Leipzig 30. April 1875 pag. 38).

[2]) Stiele der Nephrostomen, Trichterstiele SPENGEL's.

[3]) SPENGEL sucht diesen sehr auffallenden Befund durch eine beträchtliche laterale Verschiebung der Einmündung in das Urnierencanälchen zu erklären. Indessen scheint mir seine Beweisführung für die Identität der auf Taf. IV Fig. 18 mit *tr* bezeichneten Canäle mit Peritonealcanälen nicht überzeugend genug, um eine Deutung dieser Canäle als dritte Abschnitte gewisser Urnierencanälchen, die mit den vierten anderer zusammenmünden, vollkommen auszuschliessen.

[4]) Im ersten und vielleicht (wenn schon beträchtlich reducirt) auch im zweiten Falle geschieht die Verbindung des Hodens wie bei den Coecilien mit einer (der primären?) Wurzel der zusammengesetzten Canälchen; im dritten Fall handelt es sich vielleicht um eine nach Art der Urodelen stattfindende Verbindung mit einem (indessen ganz rudimentären resp. abortiven vorderen einfachen Urnierencanälchen, das dem vorderen Abschnitte der Urodelenniere z. Th. homologisirt werden dürfte und nach ganz kurzem Verlaufe in den Urnierengang einmündet, der entweder (Bombinator und Discoglossus) wie bei Proteus in gleicher Weise dieses

### C. Die Entwickelung des Müller'schen Ganges.

(Taf. I. Fig. 6—16.)

Die Entstehung des Müller'schen Ganges ist von den Autoren in verschiedener Weise angegeben worden. Während die Mehrzahl der früheren Untersucher den (primären) Urnierengang nach Verkümmerung der Vorniere sich direct in den Müller'schen Gang umwandeln liess, betonte Gegenbaur[1]) zuerst eine Sonderung des primären Urnierenganges in zwei Canäle, von denen der eine die Urnierencanälchen in sich aufnimmt, während der andere ausser Beziehung zur Urniere tritt und entweder nur mit dem letzten die Harncanälchen aufnehmenden Abschnitte sich vereinigt oder sogar selbstständig ausmündet: der erste Canal ist der secundäre Urnierengang, der letztere der Müller'sche Gang. Dieses auf vergleichend-anatomischem Wege gefundene, für die Wirbelthiere in toto gültige Entwickelungsgesetz wurde später durch die Untersuchungen Semper's[2]) an Selachiern ontogenetisch bestätigt, indem Semper bei jungen Haien eine Spaltung des primären Urnierenganges in den Müller'schen und Leydig'schen Gang (secundären Urnierengang Gegenbaur's) nachwies. Aehnliche Verhältnisse findet Spengel bei Amphibien, indem er (Segmentalorgane der Amphibien pag. 4) kurz mittheilt, dass »die Bildung des Wolff'schen und Müller'schen Ganges durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Spaltung des primären Urnierenganges erfolgt, wie es Semper für die Haie nachgewiesen hat.« Eine andere Ansicht vertritt Schneider[3]), wonach sich bei Fröschen, bei denen eben die Vorderextremitäten frei geworden sind, um den »Wolff'schen Gang« (primären Urnierengang)

---

Canälchen und die Sammelröhren der Urniere aufnimmt, oder (Alytes) wie bei den meisten männlichen Urodelen sich in einen diesen vorderen Canal (Homologon des vorderen Abschnittes der Urodelenniere?) aufnehmenden und in einen sich mit den Sammelröhren der Anurenniere (Homologon des hinteren Abschnittes der Urodelenniere) verbindenden Gang gespalten hat. Spengel hält bei Alytes die Deutung als Müller'scher Gang für berechtigt, womit ich nicht übereinstimmen kann. — Indessen sind dies alles rein hypothetische Versuche zur Aufklärung eines Verhaltens, für das nur die Entwickelungsgeschichte oder eine auf breiterer Basis ruhende vergleichende Anatomie Sicherheit geben wird.

[1]) Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870. pag. 863 u. 864.

[2]) Semper, C., Urogenitalsystem der Plagiostomen 1875. pag. 310 f.

[3]) Schneider, A., Ueber die Müller'schen Gänge der Urodelen und Anuren. Centralblatt für die medic. Wissensch. 1876. December 1875.

junge Zellen bilden, aus denen der MÜLLER'sche Gang entsteht, während gleichzeitig der »WOLFF'sche Gang« sich rückbildet.

Meine an Salamandra maculata ausgeführten Untersuchungen ergeben Folgendes. Wie in Cap. II nachgewiesen wurde, besteht das Urogenitalsystem bei jungen Larven nach der Ausbildung der Urnierencanälchen aus der (noch in weiterer Entwickelung befindlichen) Vorniere, die sich in den primären Urnierengang (früher Vornierengang) fortsetzt, der vom 6. resp. 7. hinter der Vorniere befindlichen Myokomma an mit den Urnierencanälchen in Verbindung steht und distal in der dorsalen Kloakenwand ausmündet. Bei älteren Larven (von ca. 38—50 Mm. Länge), bei denen eine successive Kiemenrückbildung statthat, beginnt auch die Reduction der Vorniere, während, wie schon oben (pag. 12) beschrieben, die Epithelerhöhung am lateralen Ende des Bauchhöhlendivertikels sich lateral und distal von der Vorniere auf die Rückwand der Bauchhöhle ausbreitet (Fig. 6 bis 8 *p''*). Diese Epithelerhöhung und der sofort an die Vorniere sich anschliessende Abschnitt des primären Urnierenganges (*rg*) bilden den Ausgangspunct für die Differenzirung des MÜLLER'schen Ganges (*mg*). Derselbe entwickelt sich hier durch Abschnürung von der ventralen Wand des primären Urnierenganges als ursprünglich solider Strang, der sich (proximal beginnend) bald aushöhlt und an seinem vorderen Ende mit der Bauchhöhle in offene Communication tritt (Fig. 11 *mgp*), wobei sowohl seine Wand als das an diese Stelle angrenzende hohe Peritonealepithel (*p''*) nach Art der schon bei der Differenzirung der Urniere beschriebenen ähnlichen Vorgänge durchbrochen werden (Bildung des abdominalen Ostiums). Indem die Abschnürung und Aushöhlung sich weiterhin distalwärts fortsetzt, kommt es zu einem immer länger werdenden hohlen MÜLLER'schen Gange (Fig. 12, 13 *mg*), welcher zunächst nach hinten in einen Strang (Fig. 14, 15 *mg*) übergeht und sich schliesslich in der ventralen (resp. lateralen) Wand des primären Urnierenganges (*rg*) verliert (Fig. 16), aber auch selbstständig daneben mit stumpfem Ende aufhören kann[1]). Schliesslich ist die Abschnürung und die Aushöhlung des ursprünglich soliden Stranges zum Canal vollendet; damit ist zugleich die ursprüngliche Integrität und Einheit des primären Urnierenganges (*rg*) aufgehoben und der nach Abschnürung des MÜLLER'schen Ganges (*mg*) restirende,

[1]) Dieses selbstständige, indessen nur einmal beobachtete Verhalten, möchte ich als besonders wichtig und für die Vergleichung verwerthbar hervorheben (vergl. auch meine Abhandlung zur Entwickelung der Amphibienniere pag. 102. Anm. 134).

aber sonst noch alle Beziehungen zur Urniere wahrende Theil desselben zum secundären Urnierengange (Leydig'scher Gang Spengel's) (*vg'*) geworden. Der nun selbstständige Müller'sche Gang beginnt vorn mit abdominalem Ostium als ein neben dem secundären Urnierengange verlaufender Canal, der entweder (meiste männliche Exemplare) kurz vor der Kloake blind endigt oder (weibliche Exemplare, eines von den untersuchten männlichen Individuen) gleich neben dem secundären Urnierengange sich in die Kloake öffnet. Mit zunehmendem Alter differenzirt er sich bei beiden Geschlechtern in verschiedener Weise, indem er beim weiblichen eine bedeutende Höhe der Entwickelung erreicht, beim männlichen hingegen eine geringere Ausbildung eingeht und sogar mehr oder minder sich rückbilden kann; indessen war er bei den untersuchten Exemplaren stets als ein mit abdominalem Ostium beginnender Canal nachzuweisen. Der secundäre Urnierengang (Leydig'scher Gang Spengel's) bleibt in dem Bereiche der Urniere in vollständiger Ausbildung und repräsentirt den Excretionsgang der Urniere und der männlichen Genitalproducte, wobei er die schon oben (pag. 24) angegebenen mannigfachen Differenzirungen eingehen kann; sein zwischen Vorniere und Urniere gelegener Abschnitt verkümmert entweder vollständig oder unter Erhaltung spärlicher bald noch hohler bald strangartig obliterirter Rudimente[1]).

Die genauere Kenntniss des Müller'schen Ganges bei einer grossen Anzahl erwachsener Amphibien verdanken wir vornehmlich Wittich, Leydig, Wiedersheim und Spengel. Namentlich des Letzteren Untersuchungen verdienen ganz besonders hervorgehoben zu werden. Danach verhält sich der Müller'sche Gang in seiner wesentlichen Anordnung bei allen Amphibien ähnlich, indem er bei beiden Geschlechtern im erwachsenen Zustande einen langen, allenthalben vom secundären Urnierengange (Leydig'schen Gange) getrennten Gang darstellt, der vorn (abgesehen von Proteus) in der Gegend der Lungenwurzeln — also in der Nähe des Urnierenanfanges (meiste Coecilien) oder verschieden weit vor demselben (Urodelen und Anuren) — beginnt und neben dem secundären Urnierengange nach hinten bis zur Kloake verläuft. Beim weiblichen Geschlechte dient der Gang als Eileiter und ist demnach stets durch eine hö-

[1]) Bezüglich des genaueren Details in der Entstehung und weiteren Ausbildung des Müller'schen Ganges von Salamandra maculata verweise ich auf pag. 98—106 meiner früheren Abhandlung.

here Entwickelung gekennzeichnet: er beginnt hier vorn mit einem stets offenen, mehr oder minder weiten, flimmernden abdominalen Ostium, zieht sich als ansehnlicher Canal neben dem secundären Urnierengange nach hinten, wobei er successive in medial-ventrale Lage zu demselben kommt, und mündet schliesslich medial neben dem Urnierengange und stets von ihm getrennt, meist auf einer besonderen Papille, in die Kloake. Bei den Coecilien und den Urodelen ist er in der Regel in seiner ganzen Länge von dem der Gegenseite geschieden, nur bei Triton platycephalus fand WIEDERSHEIM eine (nach Art eines Uterus stattfindende) Zusammenmündung der Endstücke beider M. G.; bei den Anuren ist diese Vereinigung keine Seltenheit z. B. Regel bei Bufo und Alytes[1]. Beim männlichen Geschlechte hat er keine Function als Excretionsgang der Genitalproducte[2], indem die Ausführung derselben auf dem Wege der Urniere und des secundären Urnierenganges geschieht, und zeigt darum meist eine geringere Ausbildung und sehr verschiedenartige Rückbildung. Ausgenommen hiervon sind die Coecilien und einzelne Anuren speciell Bufo, deren MÜLLER'scher Gang bei den Männchen in seinem hinteren Theile durch Ausbildung reichlicher Drüsen eine mächtige Entwickelung gewinnen kann: bei den übrigen Amphibien bietet der Gang alle möglichen Reductionsstadien vom deutlichen Canale bis zum continuirlichen oder mehrfach unterbrochenen Strange und bis zum vollständigen Schwund dar. Dasselbe gilt auch für das vordere Ostium, das vorhanden ist oder fehlt; die Ausmündung der beiden MÜLLER'schen Gänge in die Kloake kann wie bei den Weibchen paarig oder unpaar stattfinden, noch häufiger enden die Gänge blind vor der Kloake. Bezüglich dieser im Detail ausserordentlich variabeln Verhältnisse ist SPENGEL zu vergleichen. — Was den vor der Urniere befindlichen Abschnitt des secundären Urnierenganges (LEYDIG'schen oder WOLFF'schen Ganges) anlangt, so wird auch von den neueren Untersuchern (SPENGEL, SCHNEIDER) eine vollständige Rückbildung bei den erwachsenen Amphibien angegeben, was mit meinen Befunden an Salamandra nicht übereinstimmt.

[1] Hinsichtlich dieser sehr wechselnden Verhältnisse vergl. SPENGEL a. a. O. pag. 91 f.

[2] SPENGEL hält bei Alytes die Möglichkeit aufrecht, dass hier das Vas efferens des Hodens mit dem MÜLLER'schen Gange in Verbindung stehen könne. Wie ich bereits pag. 29 u. 30 Anm. 4 betont, kann ich mich dieser Deutung nicht anschliessen.

Die Grundzüge der Entwickelung des Excretionssystems der Amphibien lassen sich in folgender Weise kurz zusammenfassen:

1) Die erste Anlage des Excretionssystems der Amphibien bilden Vorniere und Vornierengang, die sich ursprünglich in ihrer ganzen Länge durch Abschnürung von dem parietalen Peritoneum als Canal entwickeln, der anfangs noch vorn und hinten mit der Bauchhöhle communicirend sich hinten bald von ihr abschliesst und hier blind neben der Kloake endet. Der kleinere vordere Abschnitt des Canals, der unter Differenzirung von 2 (untersuchte Urodelen) oder 3 (untersuchte Anuren) oder 4 (Coecilia rostrata) Peritonealcanälen in Communication mit der Bauchhöhle bleibt, entwickelt sich unter Verlängerung und Bildung mannigfacher Windungen zur Vorniere, der grössere hintere Abschnitt wird zum Vornierengange und setzt sich mit der Kloake in offene Verbindung. Eine von dem visceralen Peritoneum abstammende und den abdominalen Oeffnungen der Peritonealcanäle gegenüberliegende Erhöhung bildet sich zum Glomerulus der Vorniere aus und geht gemeinsam mit den Peritonealöffnungen, anfangs in schnell vorübergehender, später in mehr bleibender Weise durch Ausbildung eines besonderen Divertikels der Bauchhöhle, eine allerdings nicht complete Sonderung von dem übrigen Raume der Bauchhöhle ein.

2) Lange nachdem die Vorniere mit ihrem Glomerulus sich ausgebildet und der Vornierengang sich in die Kloake geöffnet hat, beginnt die Differenzirung der Urniere. Während der Ausbildung derselben fängt sofort die Vorniere an sich allmälig zurückzubilden (Anuren nach Angabe der Autoren), oder sie entwickelt sich anfangs noch höher, um erst später sich zu reduciren (Salamandra). Die Urniere[1] differenzirt sich durch Entstehung von soliden Urnierensträngen, von denen die mehr vorn gelegenen und früher auftretenden sicher als Sprossungen des Peritonealepithels nachweisbar sind, während bei den hinteren später sich entwickelnden dies nicht gelingt, sondern nur eine retroperitoneale Anlage beobachtet werden kann. Bei den Coecilien sind diese Urnierenanlagen metamer (auf je 1 Myokomma je 1 Anlage) angeordnet, bei den Urodelen weit zahlreicher und nach hinten zu in wechselnder Zunahme. Weiterhin schnüren sich die Urnierenstränge, soweit sie mit dem Peritoneum in Zusammenhang sind, von diesem ab und entwickeln sich successive zu Ur-

[1] Die Angaben beziehen sich, wo keine anderen Thiere namhaft gemacht worden sind, speciell auf Salamandra.

nierenbläschen und S-förmig gekrümmten Urnierencanälchen. Die letzteren verbinden sich an ihren lateralen Enden mit dem Vornierengange, wodurch dieser zum primären Urnierengange wird, während sie an ihren medialen Abschnitten zur Bildung der Malpighi'schen Körperchen und Bowman'schen Kapseln beitragen, sowie durch Entwickelung von ventralen Ausstülpungen, die in die Bauchhöhle durchbrechen, die Peritonealcanäle (Segmentalgänge, Nephrostomen) differenziren. Während der weiteren Ausbildung dieser zuerst entstandenen primären ventralen Urnierenanlagen kommt es zur Neubildung von weiteren, dorsal-medial von den primären gelegenen, secundären dorsalen Anlagen, die wie die primären als Stränge, Bläschen und Canälchen sich entwickeln, aber nicht in den primären Urnierengang, sondern in die lateralen Abschnitte der primären Urnierencanälchen sich öffnen: damit werden diese Sammelröhren für die primären und secundären Canälchen. Diese Neubildung und Einmündung in die immer vorher entwickelten Anlagen wiederholt sich: es bilden sich tertiäre dorsale Anlagen, die mit den secundären sich verbinden etc. überhaupt eine ganze Reihe weiterer dorsaler Anlagen, deren Secret schliesslich durch die lateralen Endstücke der primären Anlagen, die Sammelröhren, in den Urnierengang geleitet wird. So gestalten sich die ursprünglich einfachen Urnierencanälchen zu zusammengesetzten um, die durch eine reichliche Anzahl von Malpighi'schen Körperchen, Peritonealcanälen etc. ausgezeichnet sind. Bei den Coecilien und wahrscheinlich den Anuren scheint die Bildung der zusammengesetzten Canälchen zu überwiegen, bei den Urodelen differenziren sich diese nur im hinteren Abschnitte, der dadurch zu dem aus nur einfachen Canälchen bestehenden vorderen in Gegensatz tritt. Dieser Gegensatz schärft sich in der späteren Entwickelung noch mehr zu, indem der vordere Abschnitt unter Entwickelung eines von den primären Bowman'schen Kapseln ausgehenden Hodennetzes zu den männlichen Genitalorganen in innige Beziehungen tritt, während der hintere lediglich der Harnsecretion dient; bei den Coecilien und Anuren scheinen diese Gegensätze nicht so bestimmt zu existiren, indem hier auch die zusammengesetzten Canälchen sich mit den Hoden verbinden können. — Die Einmündung der Urnierencanälchen resp. Sammelröhren erfolgt in der Regel in der ganzen Ausdehnung der Urniere direct in den Urnierengang: nur bei den meisten Urodelenmännchen (und Alytes?) kommt es durch Abspaltung mehr oder minder selbstständiger Sammelröhren resp. Harnleiter, welche

speciell das Secret des hinteren Urnierenabschnittes ausführen, zu einer höheren Differenzirung.

3) Zu einer Zeit, wo die Urniere sich bereits in hoher Ausbildung und die Vorniere sich schon in entschiedener Rückbildung befindet, beginnt die Differenzirung des Müller'schen Ganges. Derselbe entwickelt sich durch eine von vorn nach hinten sich fortsetzende Abschnürung von der ventralen oder lateralen Wand des primären Urnierenganges zu einem soliden Strange und höhlt sich sofort (in ebenfalls von vorn nach hinten gehender Entwickelung) zu einem Canal aus, der mit seinem vorderen Ende in die Bauchhöhle einmündet. Der nach dieser Abschnürung restirende Theil des primären Urnierenganges wird nun secundärer Urnierengang und übernimmt sämmtliche auf die Urniere bezüglichen Functionen des primären Ganges. Der Müller'sche Gang bleibt beim männlichen Geschlechte bald in seiner Entwicklung stehen oder bildet sich zurück, beim weiblichen entwickelt er sich zum ansehnlichen Oviducte, der hinten medial neben dem secundären Vornierengange in die Kloake ausmündet, wobei er sich vorher (bei Anuren) mit dem der Gegenseite vereinigen kann.

Die Genitalorgane entwickeln sich selbstständig und getrennt von dem Excretionssystem, treten aber später zu diesem in die eben erwähnten näheren Beziehungen.

---

# II. Theil.

## Das Excretionssystem der übrigen kranioten Wirbelthiere und seine Entwickelung.

### A. Excretionssystem der Cyclostomen.

#### 1. Excretionsorgane der Myxinoiden.

Die Excretionsorgane der Myxinoiden[1] bestehen bekanntlich nach dem Nachweise J. Müller's[2] jederseits aus einem langen,

[1] Eine im Jahresbericht für Anatomie und Entwickelungsgeschichte für 1874 von Waldeyer citirte Arbeit von A. Schneider Ueber die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon. Ber. der Oberhess. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde 11. Januar 1873 habe ich am angegebenen Orte leider nicht gefunden.

[2] Müller, J., Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Abhandl. der K. Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1845. pag. 7 f. pag. 9 f.

nahezu durch die ganze Ausdehnung der Bauchhöhle erstreckten und retroperitoneal neben der Mittellinie liegenden Canal. der vorn blind beginnt und hinten neben dem der Gegenseite in den Abdominalporus (Sinus urogenitalis Ewart's[1] einmündet. Mit diesem Canale (Ureter Müller's verbinden sich in seiner ganzen Länge eine reichliche Anzahl von medial neben ihm gelegenen Harncanälchen, die an ihrem blinden Ende einen ansehnlichen Glomerulus enthalten und nach ganz kurzem, geradem Verlaufe in die mediale Wand des Ureters einmünden. Diese Harncanälchen entsprechen in ihrer Anzahl der Zahl der Myokommate des Rumpfes und folgen einander in mehr (Myxine oder minder (Bdellostoma) regelmässigen Abständen.

Damit ist die einfachste Anordnung des ausgebildeten Excretionssystems der Wirbelthiere gegeben, ein Verhalten, das durch Gegenbaur[2] präcisen Ausdruck fand, der den Canal als primären Urnierengang bezeichnete und die einzelnen Canälchen als Urniere zusammenfasste.

Vor dem Anfange des primären Urnierenganges liegt die von Retzius als Niere[3], von J. Müller bald als Nebenniere[4], bald als Thymus[5] gedeutete, traubig gelappte Drüse, die aber nicht mit dem Urnierengang in Verbindung steht; nur ein von dessen vorderem Ende ausgehender feiner bindegewebiger solider Strang lässt sich diesen »Nebennieren« entgegen etwas nach vorn verfolgen. — A. Rosenberg[6] betonte später die morphologische Uebereinstimmung dieser Drüse mit der Kopfniere der Teleostier und der Vorniere der Amphibien und fasste sie als deren Homologon »als einen verödeten Wolff'schen Körper« auf.

Die Genitalien stehen ausser Beziehung zum Excretionssystem und entleeren ihre Producte direct durch den Abdominalporus.

---

[1] Ewart, J. C., Note on the abdominal pores and urogenital sinus of the Lamprey. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X. April. pag. 488 f.

[2] Gegenbaur, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870. pag. 862 f.

[3] Vergl. J. Müller a. a. O. pag. 7.

[4] Müller, J., a. a. O. pag. 7.

[5] Müller, J., Anmerkung zu dem Aufsatze von Stannius »Ueber eine der Thymus entsprechende Drüse bei Knochenfischen«. Müller's Archiv f. Anatomie und Physiologie 1850. pag. 507.

[6] Rosenberg, A., Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostier-Niere. Dorpat 1867. pag. 72.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntniss des Urogenitalsystems von Myxine glutinosa repräsentiren die Untersuchungen von W. Müller[1]). Urniere und Urnierengang anlangend, enthalten dieselben eine reiche Anzahl von genaueren Angaben namentlich hinsichtlich des histologischen Verhaltens: den Schwerpunct bilden die an der vor dem Urnierengange liegenden Drüse gewonnenen Befunde Danach[2]) besteht dieselbe aus einem Hauptcanale, der eine geringe Anzahl von dorsalen Ausbuchtungen enthält und von dessen ventraler und lateraler Wand eine reiche Menge von Nebencanälchen abgehen. Die dorsalen Ausbuchtungen enthalten in ihrem Inneren je einen Glomerulus, der sich wie die entsprechenden Bildungen der Urniere verhält; die ventral und lateral abgehenden Canälchen verlaufen unter mannigfachen Theilungen nach dem proximalen neben dem Herzen gelegenen Divertikel des Bauchfells (Pericard) und münden an dieser Stelle unter Bildung von kurzen Einschnürungen und gleich darauf stattfindenden trichterförmigen Erweiterungen in die Bauchhöhle (Pericardialhöhle) aus, die an allen diesen Stellen sich etwas über das übrige Niveau erhebt. Der Hauptcanal geht bei jungen Exemplaren nach hinten unmittelbar in den Urnierengang über, während bei älteren Exemplaren diese Continuität unterbrochen ist. Damit ist der Nachweis geliefert, dass diese Drüse den Excretionsorganen zugehört und dass sie in ihrem Verhalten mit den Vornieren der Amphibien grosse Uebereinstimmung zeigt; W. Müller kommt somit auf Grund seiner Untersuchungen zu demselben Ergebnisse wie Rosenberg, dessen allerdings nur theoretische Deduction ihm jedenfalls unbekannt blieb, und bezeichnet die Drüse, namentlich in Rücksicht auf die Entwickelung bei den Petromyzonten, in seiner ersten Mittheilung als Urniere, in seiner zweiten als Vorniere.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf eine Beobachtung der Verhältnisse bei Myxine australis und Bdellostoma heterotrema. Die Vorniere war bei beiden bereits von dem Urnierengange abgelöst, die peritonealen Mündungen derselben liessen sich allenthalben in reichlicher Zahl und mit den von W. Müller beschriebenen papillären Erhebungen leicht nachweisen; eine eingehendere mikroskopische

[1] Müller, W., Ueber die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa. Jenaische Zeitschr. f. Medicin und Naturwiss. VII. Band. 1873. pag. 321 f. und: Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturw. IX. Band. 1875. pag. 1 f.

[2] Die Beschreibung ist nach der zweiten Abhandlung Müller's gegeben; die in der ersten beschriebenen und z. Th. abweichenden Befunde werden von Müller selbst in der zweiten Abhandlung ignorirt.

Untersuchung erlaubte der schlechte Erhaltungszustand nicht; ich kann also ebensowenig über den Verlauf der von den Mündungen abgehenden Peritonealcanäle wie über die Glomeruli berichten. Urnierengang und Urniere verhielten sich wie J. und W. Müller beschrieben: der sehr ansehnliche, perlschnurartig abwechselnd verengte und erweiterte Urnierengang von Bdellostoma heterotrema nahm 39—40 Urnierencanälchen auf; der von Myxine australis war relativ schmäler, allenthalben von nahezu gleichem Caliber und verband sich mit 58—60 Harncanälchen. Die Zahl dieser Canälchen kam bei beiden Thieren der Zahl der Myokommata gleich: bei Myxine lagen dieselben in ziemlich regelmässigen Abständen, zumeist an der Grenze von zwei Myokommen; bei Bdellostoma waren sie in unregelmässigerer Weise einander bald mehr genähert, bald mehr entfernt, so dass mitunter zwei oder auch gar keine Canälchen im Bereiche eines Myokomma's lagen.

Das Excretionssystem der Myxinoiden besteht somit:

1) Aus der Vorniere (resp. Vorniere mit einem Theile der Urniere?), die durch eine reichliche Anzahl von Peritonealcanälen mit der Bauchhöhle communicirt und eine beschränkte Anzahl von Glomerulis enthält, die nach Art der Urnierenglomeruli gebildet sind.

2) Aus dem primären Urnierengange, der vorn bei jugendlichen Individuen unmittelbar aus der Vorniere sich fortsetzt (Vornierengang), bei älteren dagegen durch Verkümmerung seines Anfangsstücks hinter der Vorniere blind beginnt, und hinten neben dem der Gegenseite in den Abdominalporus einmündet.

3) Aus der Urniere, die ein mehr oder minder regelmässig metamer angeordnetes Organ darstellt und sich aus ganz kurzen geraden Urnierencanälchen mit Glomerulus zusammensetzt, die in den primären Urnierengang münden.

Die Genitalorgane entwickeln sich und bleiben stets getrennt von dem Excretionssystem: ihre Producte fallen in die Bauchhöhle und werden durch den Abdominalporus nach aussen entleert.

### 2. Excretionsorgane der Petromyzonten.

Die Urniere der erwachsenen Petromyzonten bildet bekanntlich ein compactes im hinteren Abschnitte der Bauchhöhle liegendes Organ, das sich mit einem ihm lateral anliegenden ansehnlichen Urnierengange verbindet, der nach vorn sich plötzlich verjüngend in einiger Ausdehnung neben dem sogenannten Fettkörper verläuft und schliesslich blind endet, während er nach hinten zu dem Abdominalporus

(Sinus urogenitalis) tritt und hier, mit dem der Gegenseite zu einem unpaaren Canale vereint, ausmündet. — Zu den Genitalorganen steht weder Urniere noch Urnierengang in näherer Beziehung, indem deren Producte in die Bauchhöhle ausgeleert werden und von hier durch zwei kurze in den Sinus urogenitalis mündende Canälchen nach aussen gelangen [1]).

Diese bisherige Kenntniss ist durch die Untersuchungen M. Schultze's und W. Müller's sowie durch die Deutungen Gegenbaur's wesentlich bereichert worden. Schultze [2]) beobachtete bei jungen Ammocoetes von Petromyzon Planeri 3 bis 4 kurze solide Fortsätze, die in ihrer Lage mit der Vorniere der Froschlarve übereinstimmten und an ihrer (peritonealen) Oberfläche eine flimmernde Rinne besassen. Er deutet sie als Homologa entweder der Wolff'schen Körper (Vornieren) oder der Nieren (Urnieren der Fische und Amphibien. Gegenbaur [3]) erkennt in diesem Verhalten, vorbehaltlich der genaueren Untersuchung dieser Gebilde, eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Schleifencanälen der Würmer. W. Müller [4]) hat die Entwickelung der Excretionsorgane des Petromyzon Planeri eingehender untersucht und damit zugleich die Angaben Schultze's erweitert und berichtigt. Die erste Anlage des uropoetischen Systems findet sich bei einem ganz jungen Embryo mit der Anlage von nur vier Kiemenspalten beiderseits in Gestalt einer in der Höhe des Herzens befindlichen Oeffnung im parietalen Peritoneum, die in einen schmalen längs der Chorda eine Strecke weit nach rückwärts verfolgbaren Gang führt. Diese Anlage differenzirt sich zu einer mehrfach gewundenen Drüse, die noch anfangs (bei einem Embryo von 4,5 Mm. Länge) nur durch eine, später (bei einem Embryo von 7 Mm. Länge) durch vier trichterförmige flimmernde Mündungen mit der Bauchhöhle communicirt, einen ihrer medialen Fläche angelagerten und an seiner freien Oberfläche von Peritonealepithel überzogenen Glomerulus enthält, und nach hinten in den bereits in der ersten Anlage bemerkbaren Gang übergeht, der dorsalwärts vom Parietalperitoneum bis zur Kloake sich erstreckt, in die er dicht hinter dem Darm (neben dem der Gegenseite) einmündet. Die Drüse bezeichnet Müller als Vorniere, den Gang als Urnierengang. Von

---

[1]) Vergleiche Vogt und Pappenheim a. a. O. und Ewart a. a. O.

[2]) Schultze, M., Die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Haarlem 1856. pag. 30.

[3]) Gegenbaur, C., a. a. O. pag. 864. 865.

[4]) Müller, W., a. a. O. 1873. pag. 324 f. 1875. pag. 29 f.

einer Anlage der Urniere ist bei diesen Stadien keine Spur zu constatiren. Das nächste von Müller beobachtete Stadium gehört einer 25 Mm.langen Larve an. Bei dieser zeigt sich die Urniere bereits in voller Entwickelung in Gestalt von zahlreichen in der (in geringer Entfernung hinter der Vorniere beginnenden) Urnierenfalte gelegenen Urnierencanälchen; dieselben beginnen mit blindem, einen Glomerulus enthaltenden Ende, sind mannigfach gewunden, wobei sich dickere ventrale und dünnere dorsale Canälchen unterscheiden lassen, und münden schliesslich in den Urnierengang. Während nun die Urniere bei den folgenden Stadien durch Verlängerung und weitere Differenzirung ihrer Canäle eine immer höhere Ausbildung erreicht, vergrössert sich auch anfangs noch die Vorniere; bald aber werden durch die mächtige Entwickelung der im Bereiche der Vorniere liegenden Gefässe die anfangs dicht neben einander befindlichen Vornierencanälchen auseinander gedrängt und beginnen nun allmälig sich zurückzubilden, so dass schliesslich beim geschlechtsreifen Thiere von der Vorniere nichts als die vier flimmernden Mündungsstücke und der Glomerulus restiren; vom Urnierengang ist dann auch der vordere, vor der Urniere gelegene Abschnitt grösstentheils rückgebildet. Meyer[1]) macht in einer später erschienenen Mittheilung Angaben über die Urniere des erwachsenen Petromyzon fluviatilis und findet bei diesem an jeder Urniere, im ventralen Bereiche derselben, »einen ungefähr 9 Cm. langen Glomerulus«, von dessen gemeinsamer Kapsel nach den Seiten und nach dem Rücken zu die Harncanälchen ihren Anfang nehmen[2]).

Eigene Untersuchungen über die erste Entwickelung der Vorniere und Urniere der Petromyzonten habe ich nicht gemacht, indessen bin ich durch die Güte des Herrn Dr. Calberla, der mir mehrere seiner Schnittserien durch 4,5—180 Mm. lange Ammocoetes Planeri zur Ansicht überliess, in den Stand gesetzt, zu den Untersuchungen W. Müller's einige Ergänzungen zu geben[3]. Die auf allen Präparaten ausgebildete Vorniere, die ich im Wesentlichen ganz wie Müller

---

[1]) Meyer, Fr., Ueber die Nieren der Flussneunaugen (Petromyzon fluviatilis). Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1876. No. 2.

[2]) Bezüglich der Vertheilung der Harncanälchen selbst verweise ich auf die, übrigens wegen allzu grosser Kürze und Mangels an Abbildungen schwer verständliche Originalmittheilung.

[3]) Ich beschränke mich auf diese kurzen Angaben, da von Calberla eine eingehendere Darstellung der Entwickelung des Petromyzon Planeri zu erwarten steht.

fand, bildet einen namentlich bei den mittleren Stadien sehr voluminösen und durch 4—5 Myokommata erstreckten Complex von Windungen, die vorn durch mehrere Peritonealcanäle (Wimpertrichter) in die Bauchhöhle münden und hinten in den Vornierengang übergehen. Diese auf die 2—3 ersten Myokommata beschränkten Trichter ragen in unregelmässiger Folge bald ventral-medial, bald ventral-lateral in die Bauchhöhle vor und wurden (von CALBERLA und mir) meist zu fünf gefunden. Der von rundlichen Epithelzellen bekleidete Glomerulus verhielt sich ganz wie MÜLLER beschreibt. Die Reduction der Vorniere fand ich ebenso wie dieser Autor; bei 180 Mm. langen Larven waren ausser Glomerulus und Wimpertrichtern noch Canalreste nachweisbar. Der Vornierengang mündete bereits bei 5,5 Mm. langen Thieren in die Kloake. — Die erste Anlage der Urniere wurde bei 9 Mm. langen Larven beobachtet. Sie besteht aus einzelnen, metameren Urnierensträngen, die von dem (hier cylindrisch erhöhten) Peritonealepithele ausgehen und sich an den Vornierengang anlegen. Sehr schnell schnüren sie sich von ersterem ab, wandeln sich in Bläschen und Canälchen um und münden zugleich in den Gang ein, der dadurch zum primären Urnierengange wird. Die vorderen Anlagen liegen dem Gange lateral, die mittleren ventral, die hinteren medial an; davon hängt auch der Ort ihrer Einmündung ab, die bei den letzten sogar medial-dorsal stattfindet. Weiterhin entwickeln sich die Urnierencanälchen einerseits unter Ausbildung je eines MALPIGHI'schen Körperchens an ihren ventralen blinden Enden, andererseits unter beträchtlicher Verlängerung und Schlängelung, wobei die Windungen zugleich dorsal über das Niveau des Urnierenganges vordringen und hier, ganz wie MÜLLER angibt, dünner und mehr von einander getrennt sind als die ventralen Abschnitte. — Die Angabe MEYER's bezüglich eines einzigen Glomerulus kann ich nicht bestätigen: ich finde, wie MÜLLER, auch bei Erwachsenen eine reichliche Anzahl von getrennten Glomerulis.

Die Excretionsorgane der Petromyzonten entwickeln sich demnach in folgender Weise:

1) Die erste Anlage derselben ist gegeben durch die Vorniere und den Vornierengang, die (nach W. MÜLLER) zuerst als ein mit der Bauchhöhle durch eine einfache Oeffnung communicirender Hohlraum auftreten und sich hierauf in einen vorderen Theil, die Vorniere, und einen hinteren Abschnitt, den Vornierengang, differenziren. Die Vorniere bildet in ihrer weiteren Entwickelung

einen mehrfach gewundenen Knäuel, der durch 4 oder 5 hervorragende Peritonealcanäle mit der Bauchhöhle communicirt und oberhalb derselben einen ihrer medialen Fläche angelagerten Körper Glomerulus darbietet: der Vornierengang verläuft nach hinten, wo er anfangs neben dem der Gegenseite in den Abdominalporus sich öffnet. Schliesslich bildet sich die Vorniere zurück und verschwindet bis auf die Peritonealcanäle und den Glomerulus.

2. Lange nach der Ausbildung der Vorniere und des Vornierenganges entwickelt sich die Urniere in Gestalt von ursprünglich discreten metameren Anlagen, welche von dem Peritoneum ausgehen und erst secundär mit dem Vornierengange sich vereinigen, der dadurch zum primären Urnierengange wird: im Bereiche der Urniere kommt derselbe entsprechend der höheren Ausbildung der Urniere zu immer grösserer Entwickelung, während er vor derselben successive einem theilweisen Reductionsprocesse anheimfällt. Später münden die primären Urnierengänge gemeinschaftlich in den Abdominalporus aus[1]).

Nähere Beziehungen zu den selbstständig entwickelten Genitalien hat das Excretionssystem ebensowenig wie bei den Myxinoiden; Eier und Samen treten in die Bauchhöhle und von da durch Abdominalpori nach aussen.

## B. Excretionssystem der Teleostier.

Nach den Untersuchungen Hyrtl's[2] lassen die sehr mannigfachen Nierenbildungen der Teleostier drei, bei den verschiedenen Gattungen sehr ungleich entwickelte Abschnitte, die Kopfniere, die Bauchniere und die Caudalniere, erkennen. Die Kopfniere liegt im Bereiche des hinteren Kopftheils und der vorderen Wirbel, die Bauchniere erstreckt sich in verschiedener Ausdehnung durch die Bauchhöhle, die Caudalniere findet sich hinter dem Bereiche der letzteren. Alle drei können eine zusammenhängende Masse bilden oder können auch in sehr mannigfaltiger Weise von einander getrennt sein; dasselbe gilt für die Beziehungen zur Niere der Gegen-

[1] Diese Zusammenmündung ist in ihrer Entwickelung noch nicht aufgeklärt und somit auch nicht zu entscheiden, ob der unpaare Abschnitt durch Verschmelzung der Urnierengänge oder durch Ausziehung der Kloake resp. von Falten im Abdominalporus) erfolgt ist.

[2] Hyrtl, Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschriften der math.-naturw. Cl. der K. Akademie der Wissenschaften zu Wien. 2. Band. Wien 1850.

seite, die auch alle Uebergänge von completer Trennung bis zu vollständiger Vereinigung darbieten. Am wenigsten beständig in ihrem Vorkommen ist die nur bei wenig Fischen entwickelte Caudalniere. Die Kopfniere hingegen fehlt nur bei wenigen Gattungen (Centronotus, Mastacembalus. Muraena, Familie der Lophobranchii: bei einigen Familie der Pectorales pediculati, Pterois, meiste Genera der Gymnodontes und Sclerodermi) ist sie die einzige zur Entwickelung gekommene Nierenbildung. — Diese Nieren stehen mit Harnleitern im Zusammenhang, die sich hinten mit einer unpaaren erweiterten Blase (Harnblase Hyrtl's) verbinden und durch Vermittelung derselben unpaar nach aussen münden; mitunter kann diese Vereinigung schon sehr weit vor der eigentlichen Harnblase im mittleren Bereiche der Urniere stattfinden: andererseits kommt auch eine Spaltung beider Gänge (bis zu 13 bei Conger) zur Beobachtung.

Diese drei Nierenabschnitte sind, wie A. Rosenberg[1], betont und zum Theil durch die Beobachtung der Entwickelung derselben nachgewiesen hat, durchaus nicht als gleichwerthige Bildungen aufzufassen; die Kopfniere entwickelt sich am frühesten in wesentlicher Uebereinstimmung mit der Müller-Wolff'schen Drüse der Amphibien, die Bauch- und Caudalniere hingegen wahrscheinlich ähnlich der Urniere derselben. Ich bezeichne daher die erstere fortan als Vorniere, die letzteren als Urniere.

Die Entwickelung der Excretionsorgane beginnt (nach Rosenberg's Nachweisen) bei ganz jungen Hechtembryonen mit der Ausbildung einer Längsfalte des parietalen Peritoneums, die sich hierauf durch successive Abschnürung von demselben in einen Canal umwandelt. Da die Abschnürung in der Mitte beginnt, so mündet der Canal anfangs nach vorn und hinten in die Bauchhöhle, später ist er in seiner ganzen Länge von ihr abgeschlossen. Sein vorderes blindes Ende erweitert sich, und wird durch einen vielleicht von der Aorta aus sprossenden medialen Glomerulus eingestülpt: der gleich darauf folgende Abschnitt beginnt nun unter Verlängerung mannigfach sich zu winden und bildet die Vorniere (Wolff'scher Körper Rosenberg's), die also einen medialen Glomerulus besitzt: der übrige, weniger gewundene Abschnitt des Canals wird zum Vornierengange (Wolff'scher Gang Rosenberg's), der sich bald mit dem der Ge-

[1] Rosenberg, A., Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostier-Niere. Dorpat 1867. Rosenberg's Abhandlung erledigt zugleich die früheren Untersuchungen über die Entwickelung der Vorniere, weshalb ich diese nicht berücksichtige.

genseite zur Bildung der sogenannten Harnblase) vereinigt, und in die Kloake ausmündet. Diese Entwickelung der Vorniere und des Vornierenganges wird von OELLACHER[1] und GÖTTE[2], nach Untersuchungen am Forellenei im Allgemeinen bestätigt[3]. Nur in einem nicht unwesentlichen Puncte, in dem Verhalten des vorderen Endes der Vorniere und der Ausbildung des Glomerulus weicht GÖTTE von ROSENBERG ab. Danach schliesst sich der Vornierengang nicht vollständig von der Bauchhöhle ab, sondern bleibt zunächst noch, ähnlich wie bei Selachiern und Amphibien, durch eine vordere Peritonealöffnung mit der Bauchhöhle in Communication; dieser gegenüber, wie bei den Amphibien, entwickelt sich der Glomerulus als Hervorragung des visceralen Peritoneums, liegt also frei in der Bauchhöhle. Durch die Verschmelzung vorspringender Falten des parietalen und visceralen Peritoneums wird sodann die ganze den Glomerulus und die Peritonealöffnung der Vorniere beherbergende Region von der übrigen Bauchhöhle abgeschnürt und bildet nun einen geschlossenen Raum, dem medial der Glomerulus anliegt und der lateral in die Peritonealöffnung hineinführt. — Ich schliesse mich auf Grund von Beobachtungen an (allerdings älteren Exemplaren von Alburnus lucidus und aus vergleichend-anatomischen Gründen GÖTTE an. — Bezüglich der Ausmündung der Vornierengänge in die Kloake und der Bildung der Harnblase bestehen noch Differenzen zwischen den Angaben von ROSENBERG, KUPFFER[4] und FELLNER[5], auf die ich indessen, als für den vorliegenden Zweck unwesentlich, nicht eingehe.

Längst nachdem Vorniere und Vornierengang ausgebildet sind, beginnt die Entwickelung der Urniere resp. Bauch- und Caudalniere. Die von den Autoren hierüber gemachten kurzen Angaben betonen.

---

[1] OELLACHER, J., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. III. — V. Cap. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 23. Band pag. 1 f.

[2] GÖTTE, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. pag. 826 Fig. 382 und 383.

[3] Auch SEMPER (Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 444 gibt kurz an, dass er ROSENBERG's Darstellung über die erste Entstehung der Kopfniere des Hechtes »für andere Fische« bestätigen könne, bezweifelt aber zugleich den wesentlichsten Punct dieser Darstellung, nämlich die Entwickelung durch Furchenbildung des Peritonealepithels.

[4] KUPFFER, C., Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. SCHULTZE's Archiv für mikroskopische Anatomie. 4. Band. Bonn 1868. pag. 209 f.

[5] FELLNER, L., Beitrag zur Lehre von der Entwickelung der Kloaken. Wiener akadem. Sitzungsberichte. Band 71. Abth. III. Aprilheft.

wie dies bereits für die Urniere der Amphibien zusammengestellt wurde, eine dreifache Möglichkeit der Entstehung: entweder (Vogt[1], Rosenberg[2]) bilden sich in dem medial von dem Vornierengange gelegenen Stroma solide Zellbalken, die sich hierauf aushöhlen und mit dem Gange verbinden, oder (Burnett[3]) die einzelnen Urnierencanälchen entstehen durch Ausstülpung aus dem Vornierengange oder (Götte[4]) die Entwickelung beginnt wie bei Bombinator durch Einwucherungen des Peritonealepithels und Abschnürung dieser Urnierenanlagen von den Urogenitalfalten.

Meinen an Alburnus lucidus gemachten Untersuchungen zu Folge schliesse ich mich hinsichtlich der ersten Entstehung der Urniere an Götte an. Es lassen sich hier, in einiger Entfernung hinter der Vorniere beginnend mit dem parietalen Peritonealepithel zusammenhängende Urnierenstränge nachweisen, die sich (sicher wenigstens hinten) schnell davon ablösen und nun in Gestalt von ovalen oder eckigen Zellenanhäufungen in dem dorsal und medial von dem Vornierengange gelegenen Stroma liegen. Durch Aushöhlung und weiteres Wachsthum wandeln sich diese Stränge successive in Urnierenbläschen und Urnierencanälchen um und verbinden sich hierauf mit ihren lateralen Enden mit dem Vornierengange, während ihre medialen Abschnitte Malpighi'sche Körperchen und Bowman'sche Kapseln ausbilden. Der ganze, übrigens in seinen Details nicht näher verfolgte, Entwickelungsprocess zeigt viel Aehnlichkeit mit dem bei Salamandra beschriebenen: wie dort sind in der Regel die mehr vorderen Anlagen den hinteren in der Ausbildung voraus. Bemerkenswerth ist die anfangs genau metamere Anordnung, indem in je einem Myokomma je eine Urnierenanlage zur Entwickelung kommt. Mit der Einmündung der Urnierencanälchen in den Vornierengang wird dieser zum primären Urnierengange, der also zugleich als Ausführungsgang für die Vorniere (Kopfniere) und Urniere (Bauchniere) dient. Die einzelnen Urnierencanälchen entwickeln sich nach

---

[1]) Vogt, C., Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842. pag. 180 »l'on voit, dans les reins, diverses cavités isolées, qui deviennent insensiblement des canaux et communiquent avec l'urètre etc.

[2]) Von Rosenberg Teleostierniere pag. 54 als Vermuthung ausgesprochen.

[3]) Burnett, W. J., Researches on the Development and intimate Structure of the Renal Organs of the four Classes of the Vertebrate. American Journ. of Scienc. and Arts. II. Ser. Vol. XVII. Mai 1854. New-Haven. pag. 352 f.

[4]) Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke pag. 836 und briefliche Mittheilung an Semper cf. Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 443.

und nach zu immer grösserer Länge und in immer reicheren Windungen, und zwar verläuft diese Differenzirung schon in früher Zeit asymmetrisch, indem rechtsseitige Canälchen in den Bezirk der linksseitigen Urniere und umgekehrt übergreifen. — Die weiteren Differenzirungen der Urniere und des primären Urnierenganges wurden von mir nicht untersucht: ebenso fehlt darüber jede fremde Beobachtung. Doch ist wahrscheinlich, dass der primäre Urnierengang bei den meisten Teleostiern seine primitiven Bildungsverhältnisse in mehr oder minder ausgesprochener Weise bis ins hohe Alter wahrt. Wenigstens ist eine Spaltung im MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang bisher noch nicht bekannt geworden, während hingegen eine partielle Abspaltung eines oder mehrerer Harnleiter nach den Befunden bei einzelnen erwachsenen Fischen allerdings zu erfolgen scheint.

Die Beziehungen der immer selbstständig aus dem Peritoneum entstehenden Genitalorgane zu den Urnieren sind noch sehr fraglich. Bei Einigen, wo die Eier ohne weitere Vorrichtungen direct in die Bauchhöhle und von da durch die Abdominalpori nach aussen treten, handelt es sich wahrscheinlich um gleich einfache Verhältnisse, wie sie bei den Cyclostomen bestehen; bei der Mehrzahl der Teleostier finden sich Anordnungen, die sehr verschiedenartige Erklärungen, wie diese namentlich von GEGENBAUR[1], SEMPER[2] und BALFOUR[3] gegeben sind, hervorgerufen haben. Angesichts der mangelnden empirischen Grundlage verzichte ich auf eine weitere Besprechung dieser Verhältnisse.

Die Excretionsorgane der Teleostier entwickeln sich danach in folgender Weise:

1) Die erste Anlage bilden Vorniere und Vornierengang,

---

[1] GEGENBAUR, C., a. a. O. pag. 873 f. und Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874. pag. 613.

[2] SEMPER (a. a. O. pag. 446 f.) betont namentlich eine problematische Umbildung der Segmentaltrichter zum Zweck der Entstehung von Ausführapparaten der Genitalproducte und verwirft eine Bildung derselben aus Homologen der MÜLLER'schen Gänge.

[3] BALFOUR, F. M. On the Origin and history of the urinogenital Organs of Vertebrates. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. X. Part 1, October 1875 pag. 35 f.) spricht sich (z. Th. im Anschlusse an die von GEGENBAUR in den Grundzügen der Anatomie vertretenen Ansicht) für die Möglichkeit einer degenerativen Umwandlung früherer nach Art der Selachier und Ganoiden ausgebildeter Verhältnisse aus; neu ist die Hypothese, dass es sich hier auch um äussere Oeffnungen eines Paars von Segmentalorganen handeln kann.

die sich in ihrer ganzen Länge durch Abschnürung von dem parietalen Peritoneum zu einem Canale entwickeln, der nur vorn mit der Bauchhöhle in Communication bleibt, hinten dagegen gemeinsam mit dem der Gegenseite mit der Kloake in Verbindung tritt: der vordere Abschnitt dieses Canals wird zur Vorniere, der hintere zum Vornierengange. Das vordere offene Ende der Vorniere (Peritonealcommunication) tritt zu einem von dem visceralen Peritoneum gebildeten Glomerulus in nähere Beziehung; indem der betreffende Complex von der übrigen Bauchhöhle sich durch Abschnürung sondert, kommt es zur Bildung einer geschlossenen Bowman'schen Kapsel der Vorniere. Diese Vorniere gelangt bei den meisten Fischen zu immer höherer Ausbildung und persistirt auch bei den ausgewachsenen als Kopfniere, die mitunter als alleiniger Harnapparat fungiren kann; bei einzelnen wird sie entweder gar nicht gebildet oder verkümmert — die Entwickelung ist hier nicht bekannt —, so dass bei dieser das Excretionssystem gleich mit dem Vornierengange beginnt [1].

2) Viel später entwickelt sich die Urniere [2] in Form von metamer auf die Myokommata vertheilten Wucherungen des Parietalperitoneums, die sich (hinten) schnell abschnüren und nun, wie bei den Amphibien, sich successive aus Urnierensträngen zu Urnierenbläschen und Urnierencanälchen sich entwickeln. Die lateralen und ventralen Enden derselben treten mit dem Vornierengange in offene Communication, der dadurch zum primären Urnierengange wird; im übrigen wiederholen sich im Allgemeinen die Entwickelungsverhältnisse der Urniere der Salamandra; bemerkenswerth ist eine früh beginnende Asymmetrie der Entwickelung, die zu einer Verwachsung der beiderseitigen Urnieren führt. — Die Urniere kommt nicht immer zur Entwickelung; wo sie sich ausbildet, persistirt sie als Bauch- und Caudalniere. Bei einzelnen Teleostiern geht, nach den allerdings zunächst nur bei Erwachsenen beobachteten Verhältnissen zu schliessen, wahrscheinlich eine Abspaltung von Urnierencanälchen (resp. Sammelröhren) nach Art des hinteren Abschnittes der männlichen Urodelenniere vor sich.

3) Eine Differenzirung des primären Urnierenganges in Müller'schen Gang und secundären Urnierengang ist noch nicht beobachtet, ebenso wenig sichere directe Beziehungen der Excretionsorgane zu den Genitalien. Da hier noch grosse Lücken durch die Untersuchung

[1] Eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung dieser Formen ist sehr erwünscht.

[2] Die Darstellung bezieht sich auf Alburnus lucidus.

auszufüllen sind, kann eine sichere Deutung der hierbei in Frage kommenden mannigfachen Anordnungen nicht gegeben werden; bei vielen bleiben die primitiven Verhältnisse gewahrt, indem hier die Eier in die Bauchhöhle und von da durch Abdominalporen nach aussen treten.

### C. Excretionssystem der Plagiostomen.

Semper[1]) und Balfour[2]) verdanken wir eine genauere Kenntniss des Urogenitalsystems der Plagiostomen; namentlich des Ersteren ausgedehnte Untersuchungen haben die anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse desselben in einer nahezu erschöpfenden Weise erschlossen, so dass für kommende Untersucher auf diesem Gebiete Hauptfragen kaum mehr zu lösen sind. Ich gebe im Folgenden im Anschluss an beide Autoren eine ganz kurze Darstellung der Entwickelung der Excretionsorgane, wobei ich bezüglich des Ausführlichen auf die Originalabhandlungen verweise, und füge zugleich einzelne eigene Beobachtungen gelegentlich ein.

Die Entwickelung des Excretionssystems der Plagiostomen beginnt (nach Balfour's Beobachtungen) zur Zeit der Bildung der dritten Kiemenspalte an einer Stelle, welche dicht hinter dem vorderen Verschlusse des Darmcanals liegt. Hier vereinigen sich die beiden Seitenplatten zu einem Zellenhaufen. Von diesem Zellenhaufen springt

---

[1]) Semper, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arbeiten aus dem zoolog.-zoot. Institut zu Würzburg. II. Band. 1. Heft. 1874. pag. 1 f.

Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus d. z.-z. Institut in Würzburg. II. Band. 3. u. 4. Heft. 1875. pag. 195 f.

Das letztere Werk enthält zugleich die weitere Ausführung und theilweise Berichtigung einer grossen Reihe von vorläufigen Mittheilungen, die vor und nach dem Erscheinen der ersten Abhandlung veröffentlicht worden sind. Ich verzichte deshalb auf eine Wiedergabe derselben, sowie der in ihnen enthaltenen mannigfachen, später von Semper selbst wieder verlassenen Deutungen und Hypothesen.

[2]) Balfour, F. M., A preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes. Quarterly Journal of Microscopical science. N. S. No. LVI. October 1874. London. pag. 355 f.

Balfour, F. M., On the Origin and History of the genital Organs of Vertebrates. Journal of Anatomy and Physiology Vol. X. Pars 1. October 1875. London. pag. 17 f. (Zugleich als theilweise Berichtigung des ersten Aufsatzes.)

Balfour, F. M., The Development of Elasmobranch Fishes. Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. XI. Part 1. October 1876. pag. 158 f.

ein solider Knopf gegen das Ektoderm vor und von diesem wiederum wächst ein dem Ektoderm dicht anliegender Zellenstrang nach hinten[1]. Während dieser letztere immer weiter distalwärts sich verlängert, wird der vordere Knopf, demnach auch der davon ausgehende Strang, immer mehr nach innen und unten nach der Bauchhöhle zu geschoben. Endlich beginnt die gesammte, solide Anlage sich von vorn her auszuhöhlen, wobei es zugleich am vorderen Ende zur Bildung einer offenen Communication mit der Bauchhöhle kommt. Der Strang (incl. Knopf) ist nun zum Canal geworden, der vorn in die Bauchhöhle mündet, hinten zunächst noch blind endigt. Diese anfangs solide, dann sich aushöhlende Bildung[2] repräsentirt nach Balfour und Semper die Anlage des primären Urnierenganges[3]: ich wähle dafür im Einklange mit der bisher von mir gebrauchten Nomenclatur den Terminus Vornierengang[4].

Bevor diese Differenzirungen des Vornierenganges abgelaufen

---

[1] Ich nehme hier Gelegenheit zu einer Bemerkung. In der Balfour'schen wie in anderen ähnlichen Darstellungen findet sich die Angabe eines Wachsthums nach hinten, wodurch leicht die Anschauung veranlasst werden kann, als ob eine vorn gebildete Anlage sich nach hinten zwischen die hier liegenden Gewebe einschöbe. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall, wie auch meines Wissens noch kein Autor bei der Bildung des Vornierenganges (oder des Müller'schen Ganges) jemals eine hintere scharfe Abgrenzung desselben gegen die umliegenden Gewebe nachgewiesen hat. Es handelt sich vielmehr um eine durch die ganze Länge der Bauchhöhlengegend erstreckte Differenzirung, die sich aber vorn (in Correlation zu den hier anfangs günstigeren Ernährungsbedingungen) früher und schneller vollzieht als hinten, so dass im Verlaufe der Entwickelung vorn ein bereits fertiges Gebilde auftritt, während hinten noch indifferente Bildungszellen zur Beobachtung kommen. In dem Maasse, wie diese indifferenten Zellen nach hinten zu sich successive in einen ausgebildeten Strang umwandeln, entsteht das Bild, als ob der Strang nach hinten zu auswüchse.

[2] Abweichend verhalten sich die Angaben von A. Schultz Zur Entwickelungsgeschichte des Selachiereies. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. Bonn 1875. pag. 570. Taf. XXXIV, Fig. 1—3), denen zu Folge der Gang durch Ausstülpung vom Peritonealepithel her sich bilden soll; indessen sind die beigefügten Abbildungen (Fig. 2 *B* u. *C*) nicht entscheidend, da es sich hier auch um das Stadium der später erfolgten Communication mit der Bauchhöhle handeln kann; vergleiche übrigens hierüber auch Semper, Urogenitalsystem etc. pag. 452 Anm.

[3] Segmental Duct Balfour's; die frühere Bezeichnung als Oviduct ist in den letzten Abhandlungen aufgegeben.

[4] Ein Homologon der Vorniere der Amphibien, Cyclostomen und Teleostier kommt nicht zur Ausbildung; indessen ist die knopfförmige Verdickung am vorderen Ende der Anlage des Vornierenganges bemerkenswerth.

sind, kommt es zur Bildung einer neuen Anlage. Diese entsteht in Gestalt einer nahezu durch die ganze Bauchhöhle erstreckten (nicht weit hinter der vorderen Oeffnung des Vornierengangs beginnenden) Reihe von metameren (den Myokommata numerisch entsprechenden) Sprossen, welche medial neben dem Vornierengange von dem an dieser Stelle cylindrisch erhöhten parietalen Peritonealepithel (Keimepithel der Autoren) aus zwischen Cardinalvenen und Vornierengang einwuchern. Diese Anfangs soliden Sprossen [1]) höhlen sich schnell zu mit der Bauchhöhle communicirenden Schläuchen aus, die sich immer weiter dorsal-, lateral- und distalwärts ausstülpen und mit ihren lateralen Abschnitten der dorsalen Wand des Vornierenganges auflagern. Gleichzeitig hat sich dieser, unter successiver Verlängerung und darauf folgender Aushöhlung der ursprünglichen strangförmigen Anlage, nach hinten bis zum Bereiche der Kloake ausgedehnt und ist schliesslich durch Resorption der trennenden Wand in sie eingemündet. Da, wo die lateralen Abschnitte der Schläuche dem Vornierengange auflagern, erfolgt nun nach vorhergehender inniger Vereinigung der Zellen, welche die Wände der Schläuche und des Vornierenganges constituiren, ein Durchbruch, der zur Bildung einer offenen Communication zwischen beiden führt [2]). — Die von der Bauchhöhle ausgehenden metamer angeordneten Schläuche, die von Semper und Balfour auch (unter Ausführung eines hypothetischen Vergleichs mit den Schleifencanälen oder Segmentalorganen der Anneliden) Segmentalorgane (Segmental tube 5) genannt werden, bilden die ersten Anlagen der Urniere und repräsentiren die Urnierencanälchen; durch ihre Verbindung mit dem Vornierengange wird dieser zum primären Urnierengange. — Die weitere Entwickelung dieser Urnierencanälchen erfolgt nach Semper

---

[1]) So nach Balfour; Semper befürwortet (nach Untersuchungen an einem 15 Mm. langen Acanthias) eine hohle Ausstülpung und ebenso finde ich es an 10 Mm. langen Embryonen von Scyllium. Indessen ist es wahrscheinlich, dass uns Beiden die jüngsten Stadien nicht zu Gesicht gekommen sind, so dass ich für Balfour's bestimmte Angaben eintreten möchte (vergl. auch Journal of Anatomy and Physiology 1876 pag. 160, wo sie als »solid outgrowths from the intermediate cell-mass just at the most dorsal part of the body-cavity« beschrieben werden).

[2]) Die Verbindung erfolgt, wie ich mit Balfour und Semper (Urogenitalsystem etc.) finde, ohne Ausbuchtung des Vornierenganges. Danach erledigt sich die frühere Behauptung Semper's (Stammesverwandtschaft etc. pag. 10) sowie die Angabe von A. Schultz, wonach die Urnierencanälchen sich mit hohlen Sprossen des Vornierenganges verbinden sollten.

unter Ausbildung eines ungefähr in der Mitte eines jeden Canälchens gelegenen Blindsäckchens (Bildungsblase)[1]. Dasselbe bildet die Grundlage für die Entstehung nicht allein der MALPIGHI'schen Körperchen, sondern auch zahlreicher, secundär aus ihm hervorsprossender Canälchen. Indem nun die zuerst entstandenen (primären) Canälchen mit ihren MALPIGHI'schen Körperchen sich weiter differenziren und unter Bildung von reichen Windungen verlängern und indem ferner die secundär hervorsprossenden Canälchen im Allgemeinen unter Wiederholung der an den primären abgelaufenen Entwickelungsvorgänge sich höher ausbilden, gestaltet sich die Urniere nach und nach zu einem voluminösen Organe. Indessen findet dieser Bildungsvorgang nicht gleichmässig an allen Urnierencanälchen statt, indem in der Regel (ausgenommen Squatina) die vordersten Canälchen in verschiedener Ausdehnung nur primäre MALPIGHI'sche Körperchen, nicht aber secundär hervorsprossende Canälchen, die darauf folgenden bis zu den hintersten hingegen beide bilden. So zeigt sich schon früh ein Gegensatz, wonach der Anfang der Urniere nur aus primären einfachen (mit Ausnahme von Squatina), der übrige Theil derselben aus zusammengesetzten Urnierencanälchen besteht. — Die ursprünglichen Communicationen mit der Bauchhöhle, die Peritonealcanäle mit ihren Peritonealtrichtern (Segmentalgänge und Segmentaltrichter SEMPER's), bleiben bald offen[2], bald schliessen sie sich oder (die vordersten) treten unter Ausbildung eines Hodennetzes in mannigfachster Weise mit den Hoden in Verbindung (bezüglich des Näheren vergleiche SEMPER).

Es vollziehen sich nun am primären Urnierengange zwei in ähnlicher Weise erfolgende und ungefähr um die gleiche Zeit stattfindende Differenzirungen, welche die Entwickelung von neuen Canälen von ungleichem Werthe bedingen[3]. Die eine ist die Spaltung desselben in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang, die andere die Abspaltung eines oder mehrerer Harnleiter für den hin-

---

[1] Die Richtigkeit dieser Beobachtung SEMPER's contra MEYER (Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Leipzig 1875 No. 2—4 pag. 38 f.) konnte ich an Acanthias-Embryonen bestätigen; bezüglich des Hervorsprossens der secundären Canälchen dagegen besitze ich keine eigenen Erfahrungen.

[2] Sie wurden hier schon 1850 von LEYDIG beobachtet und vielleicht auch von E. BRUCH (1860) gesehen; vergl. SEMPER a. a. O. pag. 203.

[3] Diese Spaltung erfolgt, im Vergleich zu Salamandra, recht früh; bei Embryonen von 22—35 Mm. Länge ist sie bereits in ihren ersten Anfängen ausgebildet.

teren Urnierenabschnitt; bei Acanthias vulgaris findet die erstere, bei Scyllium canicula und Mustelus laevis die letztere früher statt.

Die Spaltung des primären Urnierenganges in Müller'schen Gang und secundären Urnierengang (Leydig'schen Gang Semper's) geht mit Ausnahme von Laemargus borealis[1], bei allen untersuchten Selachiern vor sich. Sie beginnt nicht weit hinter der abdominalen Oeffnung, meist im Bereiche des ersten Urnierencanälchens, und setzt sich bei den weiblichen Selachiern (und wahrscheinlich bei beiden Geschlechtern von Chimaera monstruosa) bis nach hinten fort; dadurch entstehen zwei in ihrer ganzen Länge gesonderte Canäle, von denen der ventrale, vorn mit abdominalem Ostium[2] beginnende, hinten (vor der Geschlechtsreife) blind endende[3], oder (nach Eintritt derselben) sich in die Kloake öffnende, Müller'sche Gang ausser Beziehung zur Urniere tritt und bestimmt ist die Eier auszuführen, während der dorsale secundäre Urnierengang mit der Urniere in Verbindung bleibt und in Bezug auf dieselbe die Rolle des primären übernimmt. Bei den männlichen Selachiern bleibt diese Spaltung auf einer abortiven Stufe stehen, so dass hier, soweit der Müller'sche Gang in Frage kommt, im Wesentlichen nur die Bildung eines vorderen als männliche Tube bezeichneten und eines hinteren (in den meisten Fällen dem sogenannten Uterus masculinus entsprechenden übrigens unvollkommen vom Urnierengang abgespaltenen Rudiments resultirt: im mittleren Abschnitte in verschiedenster Weise abgespaltene oder abgeschnürte solide oder hohle abortive Bildungen verschwinden wahrscheinlich frühzeitig. — Bezüglich der weiteren, namentlich während der Brunst erfolgenden Differenzirungen der beiden Gänge ist Semper zu vergleichen; für den vorliegenden Zweck sind sie von keiner besonderen Wichtigkeit.

[1]) Turner Additional Observations on the Anatomy of the Greenland Shark (Laemargus borealis). Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. VIII. pag. 288 f.) fand bei diesem Haifische im ausgewachsenen Zustande weder Oviduct noch Vas deferens, so dass die Ausführung der Genitalproducte durch die hier recht grossen Abdominalpori erfolgt. In diesem wichtigen Verhalten ist eine primitive Anordnung gegeben, wie sie sich bei den Cyclostomen und bei Teleostiern findet.

[2]) Späterhin rücken die beiderseitigen Ostien neben einander und bilden eine, indessen meist durch eine Falte noch in zwei Hälften gesonderte Oeffnung.

[3]) Schon bei Embryonen kann er als ziemlich selbstständiger Strang nach hinten auslaufen.

Für die Abspaltung der Harnleiter gilt Folgendes. Anfangs erfolgt die Einmündung sämmtlicher Urnierencanälchen resp. Sammelröhren[1]) in den primären Urnierengang, ähnlich wie bei den jugendlichen Amphibien, im Bereiche der zugehörigen oder der nächstfolgenden Myokommata, also in einer nicht beträchtlich von der frontalen abweichenden schrägen Richtung. Dieses Verhalten bleibt für den vorderen Abschnitt der Urniere gewahrt, während bei dem hinteren in Folge einer in verschiedenartiger Weise stattfindenden Spaltung des primären resp. secundären Urnierenganges die Sammelröhrchen der Canälchen nicht mehr direct in diesen, sondern in besondere dorsal von ihm abgespaltene Canäle (Harnleiter) übergehen. Je nach der weniger oder mehr fortgeschrittenen Spaltung sind diese Harnleiter bei Erwachsenen in der Einzahl (bei allen Weibchen und vielen Männchen) oder in der Mehrzahl (namentlich bei Männchen von Scyllium und Mustelus) vorhanden und münden mit ihren Enden in den hinteren Abschnitt der secundären Urnierengänge bald vor der Vereinigung, bald nach der Vereinigung derselben zu einem unpaaren Canale resp. Höhle[2]).

Mit der Ausbildung dieser Harnleiter vollzieht sich in der Urniere eine deutliche Sonderung in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Der vordere Abschnitt derselben (Leydig'sche Drüse) besteht aus einfachen und zusammengesetzten Canälchen, die in primärer Weise in den secundären Urnierengang (Leydig'schen Gang) einmünden. Er gewinnt beim männlichen Geschlechte noch besondere Beziehungen, indem ein oder in der Regel mehrere seiner vordersten einfachen Canälchen (Nebenhodentheil der Leydig'schen Drüse Semper's) unter mannigfachen z. Th. reductiven Differenzirungen und unter Ausbildung des oben erwähnten Hodennetzes mit den Hoden in Verbindung treten und als Nebenhoden fungiren: beim weiblichen Geschlechte dagegen spielt sich meist ein einfacher Reductionsprocess an ihnen ab. Entsprechend diesen Verhältnissen fungirt der secundäre Urnierengang bei den Männchen als Harn- und Samenausführungsgang, bei den Weibchen lediglich als Harnleiter (bezüglich des Näheren cf. Semper). Der hintere Ab-

[1]) Laterale Enden der primären Urnierencanälchen, die zugleich auch die Secrete der secundär aus diesen hervorgesprossten Canälchen in den primitiven Urnierengang überführen; vergleiche übrigens pag. 22 u. 52.

[2]) Bezüglich dieser wahrscheinlich früh erfolgenden Vereinigung und bezüglich der eigenthümlichen Modificationen dieses hinteren unpaaren Stückes vergl. Semper.

schnitt (Niere Semper's) besteht aus lauter zusammengesetzten Canälchen, die in der Regel eine mächtige Entfaltung eingegangen sind und ihren Harn durch die Harnleiter entleeren.

Die Genitalorgane entwickeln sich bei beiden Geschlechtern getrennt von dem Excretionssystem. Diesen primitivsten Zustand wahrt Laemargus, wo ihre Producte wahrscheinlich durch die Abdominalporen entleert werden. Alle anderen Selachier gehen in Uebereinstimmung mit den Amphibien, durch Verbindung mit den Excretionsorganen eine höhere Differenzirung ein, wonach die Eier durch den als Oviduct entwickelten Müller'schen Gang, der Samen durch den vorderen Urnierenabschnitt und den secundären Urnierengang ausgeführt wird. Die Abdominalporen persistiren zwar, haben aber (abgesehen von Laemargus) zur Ausfuhr der Genitalproducte keine Beziehung.

Danach verhält sich die Entwickelung der Excretionsorgane der Plagiostomen folgendermassen:

1. Die erste Anlage des Excretionssystems bildet der Vornierengang, der sich als solider, vorn stark verdickter und hier mit dem parietalen Peritoneum zusammenhängender Strang entwickelt und danach aushöhlt. Sein vorderes, knopfförmig verdicktes Ende tritt zur Bauchhöhle in offene Communication, sein hinteres öffnet sich in die Kloake. Eine Vorniere wird bei den Selachiern nicht entwickelt; indessen ist die auffallende Verdickung des vorderen Endes der strangförmigen Anlage bemerkenswerth und vielleicht nicht ohne vergleichende Beziehung zu der bei den anderen Anamnien auftretenden Vorniere.

2. Bald nach Ausbildung des Vornierenganges und noch ehe dieser sich mit der Kloake verbunden hat, entwickelt sich die Urniere in Gestalt von regelmässig metamer angeordneten und nahezu auf die ganze Ausdehnung der Bauchhöhle erstreckten Sprossungen des parietalen Peritoneums, die anfangs wahrscheinlich solid entstehen, dann aber sofort sich zu mit der Bauchhöhle communicirenden Urnierenschläuchen oder Urnierencanälchen (Segmentalorganen Semper's) umbilden. Indem sie sich lateral mit dem Vornierengange vereinigen, wird dieser zum primären Urnierengange. Die einzelnen Urnierencanälchen verlängern sich nun unter Bildung von vielfachen Windungen und entwickeln Malpighi'sche Körperchen und Bowman'sche Kapseln, ausserdem aber (nach Semper durch Sprossung) eine mehr oder minder reiche Anzahl von secundären Canälchen. Diese Sprossung findet mit Ausnahme des vordersten Theiles,

der in der Regel nur aus primären einfachen Urnierencanälchen besteht, an allen Canälchen statt, so dass die Urniere grösstentheils aus zusammengesetzten Canälchen gebildet ist: jedes der letzteren verbindet sich durch je eine Sammelröhre mit dem Urnierengange. Späterhin spalten sich im hinteren Bereiche der Urniere eine Anzahl von Harnleitern vom Urnierengang ab, die die Sammelröhren der Urnierencanälchen aufnehmen und erst in das Ende des inzwischen mit dem der Gegenseite verbundenen Urnierenganges einmünden. Dadurch kommt es zur Differenzirung eines vorderen und hinteren Nierenabschnittes, von denen der erstere (Leydig'sche Drüse Semper's) seine Canälchen ohne Weiteres in den Urnierengang eintreten lässt, während der letztere (Niere Semper's) erst durch Vermittelung von Harnleitern sich mit dem Ende des Urnierenganges verbindet.

3. Nahezu gleichzeitig mit der Abspaltung der Harnleiter zeigt der primäre Urnierengang die viel wichtigere Sonderung in Müller-schen Gang und secundären Urnierengang[1], die bei beiden Geschlechtern in verschiedener Weise und ungleicher Ausdehnung durch Spaltung oder Abschnürung erfolgt: die Spaltung geht derart vor sich, dass das abdominale Ostium des ursprünglichen primären Urnierenganges in den Bereich des Müller'schen Ganges kommt. Der Müller'sche Gang bleibt beim männlichen Geschlecht abortiv; bei dem weiblichen wird er zum Oviduct. Der secundäre Urnierengang ist ursprünglich bei beiden Geschlechtern lediglich Harngang: indem aber beim männlichen weiterhin die vordersten Urnierencanälchen mit den Hoden in Verbindung treten, fungirt er hier zugleich als Harn- und Samenleiter.

Die Genitalorgane bleiben entweder ausser Beziehung zum Excretionssystem (Laemargus), wobei ihre Producte durch die Abdominalpori nach aussen entleert werden, oder sie verbinden sich (sämmtliche übrige Selachier) in der sub 3 angegebenen Weise mit den Excretionsorganen, worauf die Abdominalporen für die Ausführung der Genitalproducte bedeutungslos werden.

### D. Excretionssystem der Ganoiden[2].

Die im Detail sehr mannigfach gebauten Excretionsorgane der

---

[1] Nur bei Laemargus bleibt der primäre Urnierengang erhalten.

[2] Semper und Balfour behandeln gleichzeitig mit den Excretionsorganen

erwachsenen Ganoiden haben, soweit sie uns namentlich aus den Untersuchungen von Baer[1], Rathke[2], J. Müller[3], Leydig[4], Hyrtl[5] und Stannius[6] bekannt geworden sind, das gemeinsame Merkmal, dass der primäre Urnierengang nicht in seiner ganzen Länge in Müller'schen Gang und secundären Urnierengang gespalten ist, sondern im hintersten Abschnitte in grösserer oder geringerer Ausdehnung sein ursprüngliches Verhalten gewahrt hat.

Die Urniere stellt in der Regel ein ziemlich schmales und langes, durch die ganze Ausdehnung der Bauchhöhle erstrecktes Organ dar, das mit einer grossen Anzahl von Urnierencanälchen resp. Sammelröhren in primitiver Weise, ohne Abspaltung von Harnleitern, in den secundären und mit ihrem hinteren Ende in den primären Urnierengang einmündet. Bei den Sturioniden ist sie z. Th. mit der der Gegenseite verwachsen: — ihr vorderes dickeres Ende ist der Kopfniere der Teleostier zu vergleichen. Leydig verdanken wir die bemerkenswerthe Thatsache, dass die Malpighi'schen Körperchen nicht endständig an den Urnierencanälchen beginnen, sondern mit einem zu- und abführenden Canälchen verbunden sind: mit Berücksichtigung der neuesten an den Selachiern gemachten Funde dürfte man danach auf die Anwesenheit von Peritonealcanälen mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen; indessen gelang es Semper[7]) nicht, den Nachweis für das Vorhandensein derselben zu führen.

Der Müller'sche Gang, der bei dem weiblichen Geschlecht als Eileiter, beim männlichen hingegen als Samenleiter fungirt, stellt

---

der Ganoiden die der Dipnoi. So sehr ich auch von der Verwandtschaft dieser beiden Abtheilungen überzeugt bin, so finde ich gerade in der Anordnung des Urogenitalsystems eine solche Verschiedenheit, dass es mir unmöglich ist, hierin eine directe Zusammengehörigkeit beider zu constatiren.

[1] Baer, K. E. v., Bericht über die anatomische Anstalt zu Königsberg. Leipzig 1819. pag. 40.

[2] Rathke, H., Ueber den Darmcanal und die Zeugungsorgane der Fische. Halle 1824. pag. 124.

[3] Müller, J., Bau und Grenzen der Ganoiden. Berlin 1846. pag. 21.

[4] Leydig, Fr., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. pag. 33.

[5] Hyrtl, J., Ueber den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschriften der K. Akademie d. Wissenschaften zu Wien. Math.-naturw. Kl. 8. Band. Wien 1854. pag. 65 f.

[6]) Stannius, A., Zootomie der Fische. 2. Aufl. Berlin 1854. pag. 268 f.

[7]) Semper, C., Urogenitalsystem der Plagiostomen. pag. 442.

bald einen schwächeren (Chondrostei, Lepidosteus), bald einen mächtigeren Canal (Polypterus, Amia) dar, der in der Regel[1]) erst im hinteren Theile der Bauchhöhle mit einem weiten abdominalen Ostium beginnt und früher (Chondrostei, Lepidosteus) oder später (Polypterus, Amia) in sehr mannigfacher Weise[2]) sich mit dem secundären Urnierengange im letzten Abschnitt der Bauchhöhle verbindet. Häufig, auch bei Weibchen, wurde ein theilweiser Verschluss beobachtet.

Der secundäre Urnierengang, der lediglich Harnleiter ist, beginnt entsprechend der Ausdehnung der Niere am vorderen Ende der Bauchhöhle und zieht, bald mächtiger (Chondrostei, Lepidosteus), bald schwächer (Polypterus, Amia) als der MÜLLER'sche Gang entwickelt, nach hinten, um sich hier in der angegebenen Weise mit dem letzteren zu verbinden; bei Polypterus hat er sich schon vorher mit dem der Gegenseite zu einem unpaaren secundären Urnierengange vereinigt und mündet in den unpaaren primären Urnierengang ein.

Der primäre Urnierengang bildet die hintere Fortsetzung nach Vereinigung des MÜLLER'schen Ganges und secundären Urnierenganges. Er nimmt die letzten Urnierencanälchen auf und geht, indem er sich mit dem der Gegenseite vereinigt, in einen verschiedenartig differenzirten unpaaren Sack über, der mit einer Oeffnung zwischen den beiden Pori abdominales in die Kloake ausmündet.

Die Genitalorgane lassen Eier oder Samen in die Bauchhöhle fallen, von wo sie in die abdominalen Ostien der MÜLLER'schen Gänge und von da nach aussen gelangen; mitunter (Lepidosteus) werden die Eier durch besondere Umhüllungsmembranen des Eierstockes direct in die MÜLLER'schen Gänge geleitet. Ob die Abdominalpori für die Ausführung der Genitalproducte von Bedeutung sind, ist unbekannt.

Ueber die Entwickelung der Excretionsorgane der Ganoiden liegen, soweit mir bekannt, keine Veröffentlichungen vor. Ich war durch die Güte des Hrn. Prof. GEGENBAUR in den Stand gesetzt, eine Anzahl von Embryonen von Acipenser Ruthenus zu untersuchen. Von diesen erwiesen sich namentlich zwei Exemplare von 10 Mm. und 13 Mm. Länge günstig für die mikroskopische Untersuchung, wäh-

---

[1]) Ausgenommen Lepidosteus, wo er im vorderen Abschnitt der Bauchhöhle beim Weibchen neben dem Anfang des Ovarium in Fortsetzung von dessen Umhüllungsmembran, beginnt.

[2]) Vergleiche hierüber namentlich HYRTL a. a. O. Bei Spatularia und Lepidosteus wurde auch eine Einmündung mit zwei Oeffnungen beobachtet.

rend der Conservationszustand der übrigen keine sichere Erkenntniss gestattete. Bei dem kleineren Exemplare von 10 Mm. bestand das Excretionssystem lediglich erstens aus einem vordersten Knäuel von Canälen, der, in gleicher Weise wie die Vorniere der Teleostier (vergl. p. 45), mit einer Peritonealöffnung einem medial befindlichen Glomerulus gegenüber lag und gemeinsam mit diesem durch Ausbildung einer primitiven BOWMAN'schen Kapsel von der übrigen Bauchhöhle abgeschlossen war, und zweitens einem von diesem Knäuel ausgehenden und in die Kloake mündenden Gange; — beide Bildungen repräsentiren Vorniere und Vornierengang. Bei dem grösseren Embryo fanden sich ausser diesen beiden bereits in geringer Entfernung von der Vorniere beginnend und in genauer metamerer Anordnung die Anlagen der Urnierencanälchen in ziemlicher Ausbildung, indem die Canälchen bereits MALPIGHI'sche Körperchen entwickelt und mit dem Vornierengange resp. primären Urnierengange sich verbunden hatten; charakteristisch für jedes Urnierencanälchen war die Existenz von weiten Peritonealcanälen, die in jeder Hinsicht denen der Selachierembryonen glichen [1].

Demnach gilt für das Excretionssystem der Ganoiden speciell von Acipenser Ruthenus Folgendes:

1. Die erste Anlage bilden Vorniere und Vornierengang; erstere ist wie bei den Teleostiern ausgezeichnet durch die Differenzirung einer Peritonealöffnung, eines Glomerulus und einer von der Bauchhöhle abgeschnürten BOWMAN'schen Kapsel.

2. Später, aber relativ etwas schneller als bei den Teleostiern, entwickelt sich die Urniere durch Ausbildung von metamer angeordneten Urnierencanälchen, von denen jedes einen deutlichen mit der gleichen Bildung bei den Selachiern übereinstimmenden Peritonealcanal besitzt, ein MALPIGHI'sches Körperchen zeigt und lateral mit dem Vornierengang, der dadurch zum primären Urnierengang wird, verbunden ist. Die weitere Differenzirung dieser Urniere ist nicht bekannt: zur Abspaltung von Harnleitern und zur dadurch bedingten Scheidung in einen vorderen und hinteren Abschnitt scheint es nicht zu kommen.

3. Der primäre Urnierengang geht wahrscheinlich weiterhin eine Spaltung in MÜLLER'schen Gang und secundären

[1] Durch den Nachweis derselben werden die LEYDIG'schen Beobachtungen über die Stellung der MALPIGHI'schen Körperchen gerechtfertigt und ergänzt.

Urnierengang ein: wenigstens sind diese beiden Gänge in ihrer Ausbildung bei Erwachsenen bei sämmtlichen Ganoiden bekannt. Diese Spaltung vollzieht sich indessen nie vollkommen, so dass am Ende stets ein kurzes Stück des primären Urnierenganges erhalten bleibt, das sich stets mit dem der Gegenseite verbindet und unpaar ausmündet. Der MÜLLER'sche Gang fungirt beim Weibchen als Oviduct, beim Männchen als Samenleiter, der secundäre Urnierengang lediglich als Harnleiter: eine Betheiligung der Urniere zur Ausführung des Samens kommt, soweit bekannt, nie zur Ausbildung.

Die Genitalorgane entwickeln sich höchst wahrscheinlich getrennt von den Excretionsorganen aus dem Peritoneum und bleiben stets ausser Verbindung mit denselben. Gewisse Beziehungen zwischen beiden kommen indessen durch die sub 3. angegebene Functionirung des MÜLLER'schen Ganges zum Ausdruck. Die Abdominalporen persistiren, scheinbar ohne jede Function hinsichtlich Ausführung der Genitalproducte.

### E. Excretionssystem der Dipnoi.

Die Excretionsorgane der Dipnoi sind nur im erwachsenen Zustande bekannt[1]).

Die Harncanälchen der kurzen, auf den hinteren Theil der Leibeshöhle beschränkten Urniere, münden direct ohne Abspaltung von Harnleitern in den secundären Urnierengang ein, der neben dem der Gegenseite (Lepidosiren paradoxa) oder mit ihm verbunden (Ceratodus) in die Kloake sich öffnet.

Der MÜLLER'sche Gang beginnt am Anfange (Ceratodus) oder in der Mitte der Leibeshöhle (Lepidosiren) mit abdominalem Ostium und verläuft, nachdem er sich vorher mit dem der Gegenseite zu einem unpaaren Gange (Uterus) vereinigt hat, bis zur Kloake, in die er ventral vom secundären Urnierengange einmündet.

Die Genitalproducte scheinen sowohl beim weiblichen, als beim männlichen Geschlechte durch den MÜLLER'schen Gang auszutreten: wenigstens sind bei letzterem keine Verbindungen der Hoden mit der Urniere nachgewiesen. Ob die bei Protopterus und Ceratodus vor-

---

[1]) HYRTL, J., Lepidosiren paradoxa. Abhandlungen der Königl. Böhmischen Gesellschaft d. Wissenschaften 5. Folge 3. Band. pag. 605 f.

GÜNTHER, A., Description of Ceratodus. Phil. Trans. Vol. 161. London 1872. pag. 511 f.

kommenden Pori abdominales der Ausfuhr der Geschlechtsproducte dienen, ist unbekannt.

Durch diese Beziehungen der Genitalorgane zu dem MÜLLER-schen Gange schliessen sich die Dipnoi den Ganoiden an, während sie hinsichtlich der vollkommenen Spaltung des primären Urnierenganges in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang und hinsichtlich der Ausdehnung ihrer Urnieren sich weiter von ihnen entfernen und den Amphibien näher treten. Sie sind danach als eine in der Anordnung ihres Urogenitalsystems zwischen Ganoiden und Amphibien stehende selbstständige Abtheilung aufzufassen.

## F. Excretionssystem der Amnioten.

Reptilien, Vögel und Säugethiere stimmen, wie längst bekannt ist, in den allgemeinen Grundzügen der Anordnung ihres Urogenitalsystems, speciell ihrer Excretionsorgane überein, so dass sie in der folgenden kurzen Uebersicht, die sich auf die Hauptsachen beschränkt und jedes für die Vergleichung unwichtigere Detail vermeidet, gemeinsam behandelt werden.

Die Entwickelung der Excretionsorgane der Amnioten, namentlich der Vögel und Säugethiere, ist seit frühen Zeiten Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden. Es ist sehr früh auch nachgewiesen worden, dass diese Entwickelung mit der Bildung eines Ganges, des WOLFF'schen Ganges oder Urnierenganges der Autoren, beginnt, der zu der sich hierauf differenzirenden Urniere (WOLFF'scher Körper, Primordialniere, falsche Niere, Vorniere etc.) in nähere Beziehung tritt und ihr Ausführungsgang wird: — weiterhin entsteht ein neuer Canal, der MÜLLER'sche Gang, der später beim weiblichen Geschlechte zur Ausfuhr der Eier verwendet wird, während er beim männlichen hingegen in der Regel sich rückbildet: — fernerhin entwickelt sich in mehr oder minder grosser Unabhängigkeit von der Urniere ein bleibendes Excretionsorgan, die Niere: — die Urniere endlich geht als Harnorgan in Reduction und gewinnt nur beim männlichen Geschlechte eine besondere Bedeutung, indem sie sich hier zum Theil mit den Hoden verbindet und nun als Nebenhoden fungirt, während der WOLFF'sche Gang zum Vas deferens wird: beim weiblichen Geschlechte hingegen verkümmert sie meist bis auf functionslose unbedeutende Rudimente.

Wurde nun auch dieser Entwickelungsgang des Urogenitalsystems schon früh in seinen Hauptstadien im Allgemeinen richtig erkannt,

so dass Spätere wohl schätzenswerthe Beiträge dazu, nicht aber umgestaltende Untersuchungen liefern konnten: so verhielt und verhält es sich ganz anders mit der genaueren Kenntniss der Entwickelungsvorgänge bei der Entstehung der einzelnen das Urogenitalsystem bildenden Theile. Die Zahl der Untersucher ist hier nicht minder gross: die Resultate sind indessen, bei der grösseren Schwierigkeit der Beobachtung und der allgemeinmenschlichen Eigenschaft des Irrens, noch weit von einer Einheit entfernt.

Im Folgenden gebe ich in gedrängter Kürze einen kritischen Ueberblick über die bisherige Kenntniss dieses Theils der Entwickelungsgeschichte[1], wobei ich allerdings den Schwerpunct auf die am genauesten untersuchten Verhältnisse beim Hühnchen lege, die weniger eingehenden und zusammenhängenden Beobachtungen an Reptilien und Säugern indessen nicht vernachlässige. Ich selbst habe die bezüglichen Verhältnisse in den früheren Stadien genau und im Zusammenhange ebenfalls am Hühnchen untersucht, an Reptilien (Anguis fragilis und Lacerta agilis) sowie Säugern (Rind, Reh und Schwein) indessen auch einzelne Beobachtungen gemacht, die ich an dem geeigneten Orte der Darstellung einfügen werde.

Die Entwickelung der Excretionsorgane beginnt also mit der Differenzirung des Wolff'schen Ganges oder Urnierenganges der Autoren, dessen erste Anlage beim Hühnchen in der ersten Hälfte des zweiten Tages zur Bildung kommt. Diese Differenzirung vollzieht sich nach den Angaben der meisten Autoren im Bereiche des Mesoderms. Eine von His[2] und Hensen[3] behauptete ektodermale Entstehung wurde von dem Ersteren wieder zurückgenommen[4],

---

[1] Selbstverständlich beschränke ich mich hierbei auf das Wesentlichste der Beobachtungen des letzten Jahrzehnts.

[2] His, W., Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes. Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. I. Bonn 1865. pag. 156 f. und: Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel 1865. pag. 7. — Es ist das Verdienst von E. Dursy (Der Primitivstreif des Hühnchens. Lahr 1867. pag. 57 f.) und A. Rosenberg (Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostierniere. Dorpat 1867. pag. 60 f.), nahezu gleichzeitig und unabhängig von einander das Irrige der His'schen Darstellung nachgewiesen zu haben.

[3] Hensen, W., Bemerkungen über die Lymphe. Virchow's Archiv Bd. 37. Berlin 1866. pag. 81. Anm. und Embryologische Mittheilungen. Archiv f. mikr. Anatomie Band 3. Bonn 1867. pag. 502.

[4] His, W., Untersuchungen über die ersten Anlagen des Wirbelthierleibes. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. II. Bonn 1866. pag. 521, wo nebenbei erwähnt wird, dass der Urnierengang von einer Fortsetzung der Lateralfortsätze der Achsenstränge abzustammen scheine, und: Untersuchungen über die erste Anlage

von dem Letzteren hingegen (speciell für das Kaninchen) festgehalten [1]; ebenso hat Waldeyer eine früher ausgesprochene vermittelnde Ansicht [2], wonach der Wolff'sche Gang zwar im Bereiche des Mesoderms aber aus von dem Ektoderm abstammenden Zellen gebildet werden sollte, zu Gunsten der Darstellung von Romiti aufgegeben [3]. Existirt nun auch bezüglich der Ableitung des Wolff'schen Ganges aus mesodermalen Zellen bei allen Autoren mit der einzigen Ausnahme Hensen's Uebereinstimmung, so gehen ihre specielleren Angaben über die genauere Ortsbestimmung und über die Art der ersten Ausbildung sehr auseinander.

1. Die genauere Angabe der Bildungsstätte anlangend, wird eine Entstehung bald aus den Seitenplatten (Remak [4], Kölliker [5], Romiti [6], Waldeyer) [7], bald aus den Mittelplatten (Foster und Balfour [8], Dursy) [9], bald aus den Urwirbelplatten (His [10], R. Kowalevsky) [11] angegeben.

---

des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868. pag. 119, wo die frühere Angabe einer ektodermalen Abstammung bestimmt widerrufen wird.

[1] Hensen, W., Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte von His und Braune. Bd. 1. Leipzig 1876. pag. 370. Fig. 50 bis 52. Indessen sind, wie schon Waldeyer mit Recht bemerkt, die bezüglichen Abbildungen nicht von genügender Beweiskraft für die Annahme von Hensen; selbst die noch am ehesten verwerthbare Fig. 50 rechts lässt sehr an Genauigkeit zu wünschen übrig, indem hier in der mit *M* bezeichneten Anlage des Wolff'schen Ganges nicht einmal Zellen ausgeführt sind.

[2] Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870. pag. 112 f.

[3] Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte in der Anatomie und Physiologie (von Virchow und Hirsch). Bericht f. 1873. Berlin 1874. p. 101.

[4] Remak, R., Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. Berlin 1855. pag. 24.

[5] Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1. Aufl. Leipzig. 1861. pag. 110 f. 2. Aufl. 1. Lief. Leipzig 1876. pag. 198.

[6] Romiti, W., Die Bildung des Wolff'schen Ganges beim Hühnchen. Centralblatt f. d. med. Wissensch. No. 31 und: Bau und Entwickelung des Eierstocks und des Wolff'schen Ganges. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. X. Bonn 1873. pag. 202.

[7] Jahresbericht etc. für 1873, a. a. O. pag. 101.

[8] Foster, M. und Balfour, Fr., Grundzüge der Entwickelungsgeschichte der Thiere. Deutsche Ausgabe von N. Kleinenberg. Leipzig 1876. pag. 71 f.

[9] Dursy, E. Der Primitivstreif des Hühnchens etc. pag. 59.

[10] His, W. Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868. pag. 119.

[11] Kowalevsky, R., Die Bildung der Urogenitalanlage bei Hühnerembryonen. Gekrönte Preisschrift. Warschau 1875. Nach dem Berichte von Hoyer

2. Bezüglich der Art der Entstehung betont die Mehrzahl die Differenzirung als Strang, während nur Wenige eine Ausstülpung des Peritonealepithels annehmen, die entweder (Romiti[1]) und Waldeyer[2]) mit kurzem Ausstülpungsbezirk im medialen Bereiche der Hautplatten oder (Kowalevsky[3]) im Bereiche der Urwirbel, zwischen welche in frühen Stadien die Pleuroperitonealhöhle reicht, stattfinden soll.

3. Die Ausbildung des Stranges, mag dieser nun als selbstständige solide Anlage oder als sich abschnürender Strang oder Gang sich differenziren, geht stets in continuo vor sich, wobei allerdings die mehr vorderen Abschnitte sich immer früher entwickeln, als die hinteren; eine hiervon abweichende Ansicht vertritt allein His[4]), nach der sich der W. G. in segmentweise auftretenden einzelnen Stücken anlegen und erst secundär durch Verschmelzung derselben zu einem einheitlichen Strange ausbilden soll.

Auf Grund eigener Untersuchungen schliesse ich mich den Autoren an, die den Gang aus dem Mittelblatte entstehen lassen. Indessen möchte ich hierauf kein besonderes Gewicht legen. Seit durch Balfour[5]) bei Selachiern und durch R. Kowalevsky[6]) beim Hühnchen nachgewiesen worden ist, dass die Bauchhöhle in ihrem frühesten Zustande sich nicht auf den Raum zwischen den beiden Seitenplatten beschränkt, sondern sich vielmehr auch in den Bereich der Mittel- und Urwirbelplatten ausdehnt, ist die primitive Bedeutung einer Abgrenzung dieser drei Platten hinfällig geworden: erst später, mit dem Verschlusse der Bauchhöhle im Bereiche der Urwirbel und der Mittelplatten, treten die letzteren zu den Seitenplatten in Gegensatz. Da aber die erste Anlage des Wolff'schen Ganges erfolgt, bevor die Trennung der Urwirbel-, Mittel- und Seitenplatten abgeschlossen

---

in Hoffmann-Schwalbe's Jahresbericht über Anatomie und Physiologie für 1875. Leipzig 1876. pag. 448.

[1]) Romiti, a. a. O. pag. 202.

[2]) Jahresbericht f. 1873 etc. pag. 101.

[3]) Kowalevsky, R., a. a. O.

[4]) His, W., Untersuchungen etc. Leipzig 1868. pag. 119.

[5]) Balfour, Fr., [A preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes., Quarterly Journal of Mikroskop. Science. October 1874. pag. 355 f.

[6]) Kowalevsky, R., a. a. O. — Ich fand ebenfalls an jungen Stadien eine relativ sehr weite Ausdehnung der Bauchhöhle medialwärts. Auch zeigte der Theil des Mesoderms, aus dem später die Mittelplatten und der laterale Abschnitt der Urwirbelplatten werden, eine Gruppirung seiner Zellen in zwei (den Haut- und Darmfaserplatten congruente) Lamellen; eine eigentliche Spaltung resp. Fortsetzung der lichten Bauchhöhle konnte ich indessen hier nicht nachweisen.

ist, so fällt es selbstverständlich schwer, genau den Ort der Entstehung und damit den Antheil der bezüglichen Platten zu erkennen. Nach erfolgter Ausbildung der Mittelplatten finde ich die Anlage des Ganges im dorsalen Bereiche der Mittelplatten als solide Wucherung der ursprünglichen dorsalen Lamelle derselben (vergl. pag. 64 Anm. 6), zugleich in nächster Nähe von den Seitenplatten, aber nicht in directem Zusammenhange mit dem dieselben constituirenden Peritonealepithel. Zugleich konnte ich zu keiner Zeit eine Bildung durch Ausstülpung nachweisen, trete somit in Gegensatz zu Romiti, dessen Beobachtungen übrigens bereits von Semper [1]) und Balfour [2]) in hinreichend begründeter Weise widerlegt worden sind, und zu Kowalevsky, der überdies meiner Ansicht nach den Ort der, zeitlich sonst richtig angegebenen, Entstehung zu weit medialwärts verlegt. Der Gang entsteht somit als solider zusammenhängender Strang [3]) in der nächsten Nähe der Seitenplatten resp. des Peritonealepithels, aber unabhängig von diesem; indem seine Differenzirung stetig nach hinten zu fortschreitet, verlängert er sich und verläuft nun zwischen Ektoderm und parietalem Peritoneum, ersterem zunächst dicht anliegend, bis in die Nähe der Kloake. Hierauf, noch im Verlaufe des zweiten Tages, beginnt der Strang sich successive von vorn nach hinten zu auszuhöhlen und wandelt sich so allmälig zum Canal um. Während dieser Umwandlung wachsen die neben ihm liegenden Urwirbel und die Zellenmassen der Mittelplatten beträchtlich dorsal- und lateralwärts aus und schieben sich zwischen Ektoderm und Wolff'schen Gang ein, so dass dieser von ersterem immer mehr abgedrängt wird, während er seine Lage zum Peritoneum nicht ändert [4]).

Noch bevor der Wolff'sche Gang sich in seiner ganzen Länge ausgehöhlt hat, beginnt beim Hühnchen am Ende des dritten Tages die Entwickelung der Urniere mit der Ausbildung von reihenweise angeordneten, medial resp. ventral-medial neben dem Wolff'schen Gange liegenden Urnierenanlagen, welche sich einzeln in der ganzen

---

[1]) Semper, Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 403.

[2]) Foster u. Balfour, Entwickelungsgeschichte pag. 81 und Balfour, Urogenital Organs of Vertebrates pag. 42.

[3]) Die von His betonte segmentäre Anlage konnte ich nicht bestätigen.

[4]) Viele Autoren sprechen von einer Wanderung des Wolff'schen Ganges nach unten und aussen. Das ist nicht der Fall, indem die Lage des Ganges zu dem Peritoneum kaum verändert und nur durch die Ausbildung der Urwirbelmassen etc. die Entfernung von Ektoderm etc. vergrössert wird.

Ausdehnung der Leibeshöhle, von vorn beginnend und nach hinten fortschreitend, anlegen. Die erste Entstehung dieser Urnierenanlagen ist ebenfalls von den Autoren sehr verschieden angegeben worden. Während die Mehrzahl der Autoren (Remak[1]), Rathke[2]), Bornhaupt[3]), His[4]), Sernoff[5]), Foster und Balfour[6]), Balfour[7]), Egli[8]) eine selbstständige Entstehung in dem retroperitonealen Bindegewebe neben dem Wolff'schen Gange und eine secundäre Vereinigung mit demselben behauptet, gibt Waldeyer[9]) an, dass die einzelnen Canalanlagen (excl. Malpighi'sche Körperchen) sich umgekehrt zuerst aus dem Wolff'schen Gange durch Ausstülpung entwickeln[10]). Nach den neuesten Untersuchungen von Kölliker[11]) am Säugethiere und am Hühnchen und von Braun[12]) an Reptilien ge-

---

[1]) Remak, R., Entwickelung der Wirbelthiere etc. pag. 59.

[2]) Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861. pag. 53.

[3]) Bornhaupt, Th., Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Diss.-Inaug. Riga 1867. pag. 23 f.

[4]) His, W., Untersuchungen etc. 1868. pag. 166.

[5]) Sernoff, D., Zur Frage über die Entwickelung der Samenröhrchen, der Hoden und der Müller'schen Gänge. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1874. No. 31. pag. 481 f.

[6]) Foster u. Balfour a. a. O. pag. 159. 160.

[7]) Balfour, Fr., Urogenital organs etc. pag. 42.

[8]) Egli, Th., Beiträge zur Anatomie der Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Diss.-Inaug. Zürich 1876. (Mir nur durch Waldeyer's Referat in den Jahresberichten f. Anat. u. Physiologie für 1876 bekannt.)

[9]) Waldeyer, W., Eierstock und Ei etc. pag. 118 f. Fig. 44 u. 45. — Zu bemerken ist, dass auch Remak, nachdem er erst auf Grund seiner Untersuchungen eine selbstständige Anlage der Urnierencanälchen betont hat, später (pag. XXVII der Einleitung, Anm.) ebenfalls eine Ausstülpung derselben aus dem Wolff'schen Gange für möglich hält.

[10]) In dieselbe Kategorie gehört vielleicht die eigenthümliche, mir übrigens nur nach dem Referate in den Jahresberichten bekannte Ansicht Durante's (Sulla struttura della macula germinativa delle nova di gallina avanti e qualche ore dopo d'incubazione. Ricerche fatte nel Laboratorio di anatomia normale della R. università di Roma. Roma pag. 59), wonach die erste Anlage des Wolff'schen Ganges zugleich Anlage des Wolff'schen Körpers ist, so dass sich erst später, durch Auftreten eines Spaltes, der Wolff'sche Gang aus ihr heraus entwickelt.

[11]) Kölliker, A., Ueber die erste Entwickelung des Säugethier-Embryo. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Band 9. Sitzung vom 20. Nov. 1875 und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1. Hälfte. Leipzig 1876. pag. 198—202.

[12]) Braun, Ueber Entwickelung des Urogenitalsystems der einheimischen Reptilien. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. Sitzung vom

schieht die Bildung ähnlich wie bei Selachiern und Amphibien durch primäre Wucherung von dem parietalen Peritoneum aus und in Uebereinstimmung mit den Angaben der meisten Autoren durch secundäre Vereinigung mit dem Wolff'schen Gange; diese Wucherung erfolgt bei Säugethieren und Reptilien in Form von soliden, bei letzteren zugleich metamer angelegten, Sprossen, während für das Hühnchen eine schlauchförmige Entstehung der einzelnen Anlagen (Urnierenschläuche Kölliker's) betont wird.

Nach meinen am Hühnchen gemachten Beobachtungen schliesse ich mich im Wesentlichen an Kölliker und Braun an und kann, sowohl was die von Remak bis auf Balfour, als was namentlich die von Waldeyer vertretenen Ansichten anlangt, nur betonen, dass diesen Untersuchern die ersten Entwickelungsvorgänge bei Bildung der Urniere entgangen sind[1]). Die von dem parietalen Peritoneum ausgehenden Sprossen sind von einer Deutlichkeit, dass es Wunder nimmt, dass sie nicht schon längst gesehen wurden: sie finden sich in reihenweiser Anordnung als solide Urnierenstränge[2]), die von dem parietalen Peritoneum ventral und medial vom Wolff'schen Gange ausgehen und sich nach ganz kurzem Verlaufe an dessen ventral-mediale resp. mediale Wand anlegen. Im hinteren Bereiche der Bauchhöhle erfolgt ihre Ausbildung und Anlagerung an den Wolff'schen Gang, wie ich mit Kölliker finde, noch bevor dieser ausge-

---

9. Juni 1877 und die schon früher gemachten Mittheilungen Semper's über diese Untersuchungen (Urogenitalsystem etc. pag. 414 f.).

[1]) Bezüglich der Angaben Waldeyer's schliesse ich mich im Wesentlichen der Kritik Semper's (a. a. O. pag. 414) an. Das Alter der untersuchten Embryonen, sowie die hohe Entwickelung der Urnierencanälchen und der Malpighi'schen Körperchen auf den zum Belege dienenden Abbildungen beweist genugsam, dass Waldeyer hier gar nicht die ersten Stadien der Entwickelung der Urniere vor sich gehabt hat. Eine Combination der einzelnen Schnitte einer zusammenhängenden Serie, die Waldeyer gewiss vor diesem Irrthum bewahrt haben würde, scheint unterblieben zu sein.

[2]) Hierin weiche ich von Kölliker ab, der beim Hühnchen, und zwar nur an feinen Schnitten, am besten Osmiumpräparaten, mit der Bauchhöhle communicirende Schläuche fand. Es liegt mir fern, an der Richtigkeit dieser Angabe zu zweifeln, indessen finde ich gerade auf der zum Belege dienenden Abbildung Fig. 125 in der feineren Anordnung der Zellen, die medial den Peritonealcanal in einer doppelten Lage begrenzen und hier zugleich mit einer ganz scharfen Kante vorspringen, sowie in der Gestalt des Canals selbst eine Anordnung, welche die Vermuthung aufkommen lässt, dass hier (namentlich infolge der Behandlung mit Osmiumsäure) ein Kunstproduct, eine künstliche gewebliche Trennung, vorliegt.

höhlt ist: hier kann es allerdings an dickeren Schnitten oft schwer fallen, beide Anlagen zu sondern, ein Verhalten, das vielleicht für die Angaben Durante's und Romiti's (vergl. auch Kölliker a. a. O. p. 201) eine Erklärung gibt. Sehr bald lösen sich diese Urnierenstränge von dem parietalen Peritoneum ab und liegen nun als rundliche solide Zellenmassen retroperitoneal neben dem Wolff'schen Gange, ein Stadium, das die Beobachtungen der meisten Autoren deckt. Die weitere Entwickelung führt unter gleichzeitiger Aushöhlung und Verlängerung zur Ausbildung von Urnierenbläschen (Segmentalblasen Braun's) und Sförmig gekrümmten Urnierencanälchen, die mit ihren lateralen Enden mit der dorsalmedialen Wand des inzwischen in toto ausgehöhlten Wolff'schen Ganges in Verbindung und danach offene Communication treten und zugleich an ihren medialen Abschnitten (Schenkeln) Malpighi'sche Körperchen und Bowman'sche Kapseln ausbilden. Dieses Stadium entspricht dem von Waldeyer beschriebenen. Der ganze Entwickelungsgang zeigt eine ausserordentliche Aehnlichkeit mit der Differenzirung, wie ich sie bei Salamandra fand. Wie dort betheiligt sich namentlich die dorsale Wand des medialen Schenkels an der Bildung des ursprünglich sehr hohen Epithels, das die Gefässe des Glomerulus bekleidet, während die ventrale (mediale) Wand desselben unter sehr früher Epithelabflachung zur Bowman'schen Kapsel wird; ganz ähnlich ferner, unter unregelmässiger Zellgruppirung erfolgt die Einmündung in den Wolff'schen Gang. Indessen gehen diese sehr rasch verlaufenden Entwickelungsvorgänge nicht mit der Regelmässigkeit wie bei Salamandra vor sich, so dass namentlich die Aushöhlung der Stränge und ihre Verlängerung nicht in getrennter Folge, sondern nahezu gleichzeitig erfolgt. Bemerkenswerth ist ferner die sehr hohe Ausbilduug der oft schon in der ersten Anlage gelappten Malpighi'schen Körperchen, ehe noch die Windungen des Urnierencanälchens eine grössere Ausdehnung angenommen. In dem ganzen Differenzirungsprocesse zeigt sich im Vergleiche zu Salamandra eine auffallende Verkürzung der Entwickelung und eine besondere Bevorzugung der Malpighi'schen Körperchen vor den übrigen Abschnitten (Windungen) der Canälchen. Inzwischen legt sich das hintere Ende des Wolff'schen Ganges dicht an die Kloake an und tritt durch Resorption der trennenden Zellenwände mit ihr in offene Communication. Während nun die ersten primären Urnierenanlagen sich weiter ausbilden, kommt es, ganz ähnlich wie bei Salamandra, zur Differenzirung von neuen secundären etc. An-

lagen, die ebenfalls dorsal-medial resp. medial von den bereits gebildeten liegen. Bereits Bornhaupt (a. a. O. p. 27) hat die selbstständige Entstehung derselben betont, indessen nur angeben können, dass sich die neuen Anlagen innerhalb des neben den alten gelegenen bindegewebigen Stromas entwickeln. Ich finde nun beim Hühnchen, dass diese neuen Anlagen, speciell die secundären[1], gerade so wie die primären, als solide Sprossen des Peritonealepithels entstehen. Sie steigen medial neben den primären Urnierencanälchen in nahezu senkrechter Richtung von dem parietalen Peritoneum in die Höhe, schnüren sich hierauf von ihm ab und wandeln sich successive zu grösseren Zellenmassen und schliesslich zu secundären Urnierencanälchen um. Ob dieselben sich in der ganzen Länge der Urniere ausbilden und in welcher Weise sie sich mit den primären Urnierencanälchen verbinden, habe ich leider früher nicht verfolgt und ermangele augenblicklich der für die weitere Untersuchung wünschenswerthen Stadien[2]. Doch finde ich bei späteren Entwickelungsstufen im vorderen Abschnitte der Urniere bei Säugethieren auf je einem Querschnitte nur ein Malpighi'sches Körperchen, im hinteren hingegen mehrere, so dass ich glaube, dass auch bei diesen Amnioten ähnliche Verhältnisse sich ausbilden wie bei den Urodelen und Plagiostomen: indessen ist hier noch viel zu untersuchen. Die weitere Ausbildung der Urniere geschieht unter Vergrösserung sämmtlicher Anlagen: zugleich kommt es nach den Angaben J. Müller's[3] und Waldeyer's[4] zu einer differenten Entwickelung der Urnierencanälchen, so dass nun nach des letzteren Angabe an der Urniere ein aus engeren Canälchen bestehender »Sexualtheil« und ein aus weiteren Canälchen zusammengesetzter »Urnierentheil« sich unterscheiden lässt. Ob Beide sich mit dem Genitalabschnitt (Leydig'sche Drüse) und dem secretorischen Abschnitt (Niere) der niederen Wirbelthiere direct vergleichen lassen, ist erst durch eingehendere Untersuchung der Amniotenurniere zu untersuchen. Die von Waldeyer (p. 139 angegebene dorsale Lage der den Sexualtheil bildenden Canälchen schliesst allerdings eine directe Homologie mit denen der Anamnien aus. Zugleich wird eine Vergleichung dadurch erschwert, dass es in

[1] Bezüglich der weiteren Ausbildung habe ich keine Untersuchungen gemacht.

[2] Auch Bornhaupt a. a. O. pag. 27 vermag hierüber keine sicheren Angaben zu machen.

[3] Müller, Joh., Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830. pag. 34.

[4] Waldeyer a. a. O. pag. 140 f.

der Urniere der Amnioten niemals zur Abspaltung von Harnleitern vom Wolff'schen Gange kommt, ein Verhalten, welches eine Uebereinstimmung mit den primitiven Verhältnissen der Urniere der Ganoiden, Coecilien, weiblichen Urodelen etc. darbietet. — Späterhin bildet sich die Urniere als Harnorgan zurück[1]; ihr Genitaltheil setzt sich beim männlichen Geschlechte mit dem Hoden in Verbindung und wird hier zur Epididymis, während er bei dem weiblichen zum Epoophoron (Parovarium, Rosenmüller'sches Organ) verkümmert[2]: ihr Urnierentheil reducirt sich bei beiden Geschlechtern zu mehr (Vögel und Säugethiere) oder minder (Saurier) unbedeutenden Rudimenten (Paradidymis und Paroophoron[3]); dem entsprechend wird der Wolff'sche Gang bei den Männchen Vas deferens, bei den Weibchen bildet er sich in der Regel bis auf geringe Reste (Gartner'sche Canäle) zurück.

Am Ende des vierten oder am Anfange des fünften Brüttages beginnt die Entwickelung des Müller'schen Ganges beim Hühnchen. Es gibt wenig Organe des thierischen Körpers, deren Entstehung so verschiedenartig beschrieben worden ist. In frühesten Zeiten von den meisten Autoren, später noch von Thiersch[4] und His[5], wurde eine Abstammung desselben von dem Wolff'schen Gange angegeben, während sich seit J. Müller[6] die Mehrzahl der Untersucher für

---

[1] Vergl. auch Leydig, Fr., Anatomisch-histologische Untersuchungen etc. pag. 87 und Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1875. pag. 495, sowie Dursy, E., Ueber den Bau der Urnieren des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. f. rationelle Medicin. Bd. 23. 1865. pag. 257 f.

[2] Beziehungen desselben zur Bildung des Follikelepithels gibt neuerdings Kölliker (Ueber die Entwickelung der Graaf'schen Follikel der Säugethiere. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Band 8. 30. Mai 1874) an; ich habe darüber keine Erfahrungen und enthalte mich deshalb jeder Kritik dieser auffallenden Beobachtungen.

[3] Das Nähere bei Banks, W. M., On the Wolffian Bodies of the Foetus and their Remains in the adult. Edinburgh 1864, Waldeyer a. a. O. pag. 140 f. und Leydig, Fr., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872. pag. 130 f. — Gegen die Auffassung Roth's (Die ungestielte oder Morgagni'sche Hydatide. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte von His und Braune. Bd. II.), dass auch die ungestielte Hydatide als ein Rudiment der Urniere aufzufassen sei, spricht sich Waldeyer auch neuerdings (Ueber die sogenannte ungestielte Hydatide des Hodens. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Band XII pag. 278) aus.

[4] Thiersch, Bildungsfehler der Harn- und Geschlechtswerkzeuge eines Mannes. Illustrirte medic. Zeitung Bd. II. Jahrgang 1852. pag. 11 f.

[5] His, W., Untersuchungen etc. 1868. pag. 167.

[6] Müller, J., Bildungsgeschichte der Genitalien etc. pag. 36.

eine vom Wolff'schen Gange selbstständige Differenzirung entschieden hat. Dieselbe findet, abgesehen von den Angaben von His [1] und Hensen [2] (die beide, der erstere vorübergehend, der letzte bleibend, eine Ausbildung aus dem Ektoderm betonten) im Bereiche des Mesoderms statt. Hier entsteht der Gang entweder als solider Strang, der sich aushöhlt und danach erst mit der Bauchhöhle in offene Communication setzt (J. Müller [3], Rathke [4], Valentin [5], Kobelt [6], Kölliker [7]), oder als solider Strang, der sich vorn in die Bauchhöhle öffnet und danach erst in seinem ganzen Bereiche zum Canale umbildet (Bischoff) [8], oder als vordere Ausstülpung des parietalen Peritoneums, die ohne directe Beziehung zum Keimepithel trichterförmig mit blindem Ende zwischen Peritoneum und Wolff'schen Gang nach hinten wächst (Bornhaupt [9], Gasser [10], Sernoff [11], Egli [12], Braun) [13] oder als rinnenartige und sich später zum hohlen Gang abschnürende Einstülpung des Keimepithels (Waldeyer [14], Foster und Balfour) [15]. Ich besitze keine eigenen Erfahrungen über die Entwickelung des Müller'schen Ganges, möchte mich aber nach einer kritischen Durchsicht der einschlägigen Arbeiten und aus vergleichend-anatomischen Gründen (bezüglich deren ich auf unten verweise) sowohl für die von Bischoff als für die von Bornhaupt bis auf Braun gemachten Angaben entscheiden. Beider Beobachtungen sind nicht so abweichend, als es auf den ersten

1) His, W., Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes etc. pag. 161.

2) Hensen, W., Embryologische Mittheilungen etc. pag. 502.

3) Müller, J., a. a. O. pag. 36.

4) Rathke, H., Ueber die Bildung der Samenleiter, der Fallopi'schen Trompete und der Gartner'schen Canäle der Gebärmutter und Scheide der Wiederkäuer. Meckel's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1832. pag. 379.

5) Valentin, Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835. pag. 388.

6) Kobelt, Der Nebenierstock des Weibes. Heidelberg 1847. pag. 17.

7) Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1861. pag. 441.

8) Bischoff, C. Th. W., Entwickelungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842. pag. 368 f.

9) Bornhaupt, Th., a. a. O. pag. 37 f.

10) Gasser, E., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Frankfurt a. M. 1874. pag. 44 f.

11) Sernoff, D., a. a. O. Centralblatt No. 31. pag. 483.

12) Egli, Th., a. a. O. (cf. Waldeyer's Referat).

13) Braun, a. a. O. 9. Juni 1877. pag. 3. 4.

14) Waldeyer, a. a. O. pag. 124 f.

15) Foster u. Balfour, Grundzüge der Entwickelungsgeschichte etc. p. 160 f.

Anblick erscheint. Beiden gemeinsam ist ein mehr oder minder langer hinterer solider Abschnitt, der sich je nach seiner Ausdehnung als Strang (Bischoff) oder als blindes Ende (Bornhaupt etc.) repräsentirt, und eine vordere Peritonealöffnung, die je nach der als länger oder kürzer beobachteten Ausdehnung des hinteren Abschnittes als eine secundäre Aushöhlung des Stranges (Bischoff) oder als eine primäre Ausstülpung (Bornhaupt etc.) aufgefasst worden ist. Ich möchte nun auf Grund dieser Beobachtungen die folgende Entstehung des Müller'schen Ganges annehmen: der Gang entwickelt sich als solider Strang, jedoch entsprechend der vorn immer vorauseilenden und hinten nachfolgenden ontogenetischen Gewebsdifferenzirung, zuerst nur in seinem vordersten Bereiche, höhlt sich hier sofort aus, und tritt gleichzeitig mit der Bauchhöhle in offene Communication (Ausstülpung der Autoren), während die strangförmige Differenzirung nach hinten fortschreitet (Strang, blindes Ende der Autoren); dieser strangförmigen Differenzirung folgt die Aushöhlung auf dem Fusse nach und so bildet sich, immer unter vorausgehender strangförmiger Verlängerung nach hinten und gleich darauf eintretender Aushöhlung, der Müller'sche Gang in seiner ganzen Länge aus (vergl. auch p. 50 Anm. 1). Am achten Tage ist der Gang beim Hühnchen vollständig ausgebildet, endet aber noch blind im Bereiche der Kloake. Von nun an verhält sich seine Entwickelung bei beiden Geschlechtern verschieden; bei den Männchen und auf der rechten Seite bei den Weibchen tritt sehr bald eine regressive Metamorphose ein, auf der linken Seite der letzteren hingegen bildet sich der Canal mächtig aus, tritt zur Kloake in Communication und wird Oviduct. Gasser hat hierüber die genauesten Untersuchungen gemacht und tritt in Gegensatz zu Bornhaupt und Waldeyer, der (p. 129) eine Zusammenmündung der hinteren Enden des Wolff'schen und Müller'schen Ganges beschreibt; Balfour schliesst sich an Waldeyer an und gibt ebenfalls eine, allerdings schnell vorübergehende Vereinigung der hinteren Enden beider Gänge an[1]. Bezüglich der Verhältnisse bei Reptilien und Säugethieren, wo der Müller'sche Gang beim weiblichen Geschlechte sich ebenfalls zum Oviducte (bei den meisten Säugern durch Vereinigung einerseits mit dem der Gegenseite andererseits mit dem Urnierengang zu Uterus und Vagina sowie Genitalstrang) entwickelt, beim männlichen grösstentheils verkümmert, verweise ich auf Gegenbaur, Waldeyer, Leydig, Gasser und Braun a. a. O.

[1]) Balfour, Fr., The urogenital Organs etc. pag. 44, 46.

Nach der Entstehung des Müller'schen Ganges (also beim Hühnchen im Verlaufe des 4. oder am Anfange des 5. Brüttages entwickelt sich nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren bei sämmtlichen untersuchten Amnioten die Anlage des Ureters (Nierencanal) als dorsale Ausstülpung des hinteren Endes des Wolff'schen Ganges. Dieselbe verlängert sich nach vorn und stellt einen schliesslich dorsal von der Urniere liegenden Canal dar, der anfangs hinten in den Wolff'schen Gang einmündet, bald (zwischen 6. und 8. Brüttag beim Hühnchen) aber sich von ihm abspaltet und hierauf selbstständig neben ihm sich in die Kloake öffnet. Während dieser Differenzirungen kommt es am vorderen Ende der Ureteranlage zur Bildung der (bleibenden) Niere, die von den Autoren in verschiedener Weise angegeben worden ist. Nach den Einen Remak[1], Rathke[2], Kölliker[3], Waldeyer[4], Leydig[5], Toldt[6], Foster und Balfour[7], Pye[8] entsteht der epitheliale Theil ihrer Canälchen in toto durch fortgesetzte Ausstülpung der Ureteren, nach den Andern (Kupffer[9], Bornhaupt[10], His[11], Thayssen[12], Riedel[13], Lieberkühn[14], Braun[15]) entwickelt sie sich durch Verschmelzung zweier getrennter Anlagen, von denen die eine durch weitere Ausstülpung des Ureters geliefert wird, die andere sich

---

[1] Remak, R., a. a. O. pag. 121 f.

[2] Rathke, H., Entwickelungsgeschichte etc. 1861. pag. 168 f.

[3] Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte etc. 1861. pag. 482 f.

[4] Waldeyer, W., a. a. O. pag. 132.

[5] Leydig, Fr., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier etc. p. 127.

[6] Toldt, C., Untersuchungen über das Wachsthum der Nieren des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsb. d. k. Akademie d. Wissensch. zu Wien. Bd. 69. Abth. III. Wien 1874.

[7] Foster und Balfour, a. a. O. pag. 102 f. — Später (Urogenital Organs etc. pag. 44) äussert sich Balfour weniger bestimmt.

[8] Pye, W., Observations on the Development and Structure of the Kidney. Journ. of Anat. and Physiol. IX. Cambridge 1845. pag. 272 f.

[9] Kupffer, C., Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. I. Bonn 1865. p. 233 f.

[10] Bornhaupt, Th., a. a. O. pag. 41 f.

[11] His, W., Untersuchungen etc. 1868. pag. 171.

[12] Thayssen, Ad., Die Entwickelung der Nieren. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1873. No. 38. pag. 593.

[13] Riedel, B., Entwickelung der Säugethierniere. Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock. 1874. pag. 38 f.

[14] Lieberkühn, N., Ueber die Allantois und die Nieren von Säugethierembryonen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Naturwissensch. zu Marburg. No. 1. 1. Jan. 1875.

[15] Braun, a. a. O. pag. 4.

selbstständig nach Art der Urnierencanälchen in loco differenzirt; welche Abschnitte der Nierencanälchen von der einen, welche von der anderen Anlage sich ableiten lassen, unterliegt mannigfachen Meinungsdifferenzen[1], doch ist die Zugehörigkeit der Sammelröhren zu dem System des Ureters und die Entwickelung der gewundenen Canälchen (incl. Bowman'schen Kapseln) und Henle'schen Schleifen aus den selbstständigen Anlagen mit hinreichender Uebereinstimmung erkannt. Die Abstammung dieser Anlagen ist noch nicht aufgehellt; die meisten Autoren behaupten eine vollständige Unabhängigkeit von der Urniere, nur Rathke[2] hat sich früher, allerdings in sehr ungenügender Weise dahin geäussert, dass es sich hierbei um eine »schleimstoffige Absonderung und Ausscheidung« der Urniere handelt. Braun hat neuerdings angegeben, dass die einzelnen Urnierencanälchen bei den Reptilien mit Wahrscheinlichkeit selbstständig aus einem Nierenzellenstrange entstehen, dessen Zellen insgesammt von den Peritonealzellen abzustammen scheinen. Durch diese, übrigens von Braun mit aller Reserve veröffentlichten und noch nicht abgeschlossenen, Beobachtungen ist Semper veranlasst worden, mit grosser Sicherheit für eine Abstammung der Niere vom Peritonealepithel und eine Homologie derselben mit dem hinteren Abschnitte der Selachierurniere einzutreten[3]. — Weiterhin

---

[1] Vergl. namentlich Thayssen und Riedel a. a. O.

[2] Rathke, H., Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere. 2. Th. Leipzig 1833. pag. 98.

[3] Semper, C., Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. pag. 425 f. Die Art und Weise der dortigen Beweisführung und Schlussfolgerung dürfte zum Mindesten Bedenken erregen. Als Belege für dieses Urtheil führe ich einige Sätze wörtlich an, wobei ich die Widerspruch enthaltenden oder unbewiesenen Worte gesperrt wiedergebe. Pag. 426: »Da nun das Blastem, aus welchem die Nierenblasen entstehen, wohl ursprünglich mit der Urniere und wahrscheinlich auch mit dem Keimepithel in Verbindung steht, und jene ferner ebenfalls segmentweise«, (?) »ziemlich genau den Körpersegmenten entsprechend, auftreten: so ist damit erwiesen, dass die bleibende Niere genau in derselben Weise entsteht, wie die Urniere, nämlich durch Verwachsen segmentaler Einsenkungen von einem Zellenlager her, das aus dem Peritonealepithel entsteht, mit einem zweiten ausführenden Abschnitte, der seinen Ursprung aus dem Wolff'schen Gange nimmt. Damit aber ist auch der Beweis geliefert, dass die bleibende Niere der Amnioten nur der hinterste Abschnitt der Urniere sein kann, welcher gleichzeitig mit der Verspätung in seinem Auftreten auch in seinen morphologischen Beziehungen einige, den Typus nur unwesentlich modificirende Veränderungen erfahren hat.« Ferner: pag. 426 »Braun hat gefunden, dass ein Zellstrang, welcher mit dem Peritonealepithel in Verbindung zu stehen und nur eine verdickte Leiste

entwickelt sich die Niere zu einem ansehnlichen Organe, das nach Verkümmerung der Urniere die Harnsecretion allein übernimmt.

In der Darstellung der Entwickelung der Excretionsorgane der Amnioten habe ich den zuerst entstehenden Canal im Anschluss an die gebräuchliche Terminologie als »Wolff'schen Gang oder Urnierengang der Autoren« bezeichnet; mich jedoch nicht über seine Stellung zu dem Vornierengange resp. primären Urnierengange der Anamnien ausgesprochen. Das kann ich jetzt thun, nachdem ich die Entwickelung des Müller'schen Ganges gegeben. Bei sämmtlichen in ihrer Entwickelung genauer gekannten amnionlosen Wirbelthieren begann die Entwickelung der Excretionsorgane mit der Anlage des Vornierenganges, der meist Ausführungsgang einer Vorniere ist. Mit der Entwickelung der Urnierencanälchen und mit der Einmündung derselben in den Vornierengang wurde dieser zum primären Urnierengange. Weiterhin, bei den höheren Anamnien, ging dieser eine Sonderung in zwei Canäle ein, von denen der eine, der secundäre Urnierengang, die Beziehungen des primären zur Urniere und Vorniere) beibehielt, während der andere, der Müller'sche Gang, eine neue Thätigkeit, als Ausführungsgang der Genitalproducte in den höher differenzirten Fällen speciell der weiblichen) übernahm. Diese Sonderung des Müller'schen Ganges erfolgte in primitiver Weise (bei weiblichen Selachiern) durch eine gleichwerthige Spaltung des hohlen primären Urnierenganges, in secundärer (bei Salamandra) durch eine solide Abschnürung von der ventralen resp. lateralen Wand desselben. Dieser letztere (auch bei männlichen Selachiern abortiv vorkommende) Bildungsmodus leitete über zu einer (allerdings nur einmal [p. 31] bei Salamandra beobachteten) mehr oder minder selbstständigen Entstehung des Müller'schen Ganges in unmittelbarer Nähe des Urnierenganges. Dieser, hier nur ausnahmsweise beobachtete, Entwickelungsmodus des Müller'schen Ganges ist bei den Amnioten typisch geworden: Der Müller'sche Gang entwickelt sich hier selbstständig, ohne dass eine Abschnürung von einem (primären Urnierengange nachzuweisen ist[1]. Der bei den Amnioten sich

dieses letzteren zu bilden scheint« etc., pag. 427: »Ein zweiter Unterschied besteht darin, dass sich die Niere der Plagiostomen durch isolirte Einsenkung ihrer Segmentalanlagen direct vom Peritonealepithel her bildet, während die Segmentalbläschen der bleibenden Amniotenniere aus einem zelligen Blastem hervorgehen, welches bei den Reptilien zuerst als verdickte Leiste des Peritonealepithels entsteht«; pag. 428 endlich wird ohne Weiteres von einer »Peritonealzellenleiste« gesprochen etc.

[1]) Der von Waldeyer u. Balfour betonten kurzen Vereinigung des hinteren

zuerst entwickelnde Wolff'sche Gang enthält daher in sich keine Elemente mehr, aus denen der Müller'sche Gang hervorgehen könnte, er ist somit dem Vornierengange resp. primären Urnierengange der Anamnien auch nicht direct zu vergleichen, sondern kann nur mit diesem nach Abzug des Müller'schen Ganges, also mit dem secundären Urnierengange homologisirt werden. Die Deutung des Wolff'schen Ganges ist danach dahin zu formuliren, dass er vor Verbindung mit der Urniere als secundärer Vornierengang nach Vereinigung mit derselben als secundärer Urnierengang zu bezeichnen ist.

Es gilt somit für die Entwickelung der Excretionsorgane der Amnioten Folgendes:

1) Als erste Anlage des Excretionssystems bildet sich der secundäre Vornierengang (Wolff'scher Gang der Autoren) in Gestalt eines soliden aus Theilen der Mittelplatten hervorgehenden Stranges, der sich allmälig in von vorn nach hinten fortschreitender Entwickelung zu einem vorn und hinten blind endenden Canale aushöhlt, der schliesslich sich hinten in die Kloake öffnet. Eine der Vorniere vergleichbare Bildung kommt zu keiner Zeit zur Beobachtung.

2) Sehr schnell, noch bevor der (secundäre) Vornierengang (Wolff'scher Gang) in toto ausgehöhlt ist, folgt die Differenzirung der Urniere. Dieselbe entsteht in Gestalt von isolirten, metamer angeordneten, soliden Sprossungen des parietalen Peritoneums (Urnierenstränge), die sich sofort an den Vornierengang anlegen, sich vom Bauchfell abschnüren, sich zu Urnierenbläschen und Urnierencanälchen ausbilden und gleichzeitig in den Gang einmünden. Dadurch wird der (secundäre) Vornierengang zum secundären Urnierengange (ebenfalls Wolff'scher Gang von den Autoren genannt). Die weitere Entwickelung der Urniere erfolgt unter höherer Differenzirung dieser (primären Urnierencanälchen und unter

---

Endes mit dem Wolff'schen Gange kann ich keinenfalls die principielle Bedeutung zuschreiben, die ihr Balfour (Urogenital Organs etc. pag. 46, vindicirt; sie dürfte wohl nur eine secundäre Bedeutung wie der Genitalstrang der höheren Säuger, haben. Uebrigens ist sie auch von Gasser, der die bezüglichen Verhältnisse sonst sehr genau beobachtet hat, nicht gesehen worden. — Die Semper'sche Annahme (pag. 111) einer ursprünglichen Verbindungsstelle zwischen Müller'schem und Wolff'schem Gang am Vorderende der Urniere ist lediglich ein theoretisches Postulat ohne empirischen Untergrund und entzieht sich deshalb einer Discussion.

Entstehung von neuen (secundären, tertiären etc.) Canälchen; für die secundären ist ebenfalls eine Abschnürung vom parietalen Peritoneum nachweisbar; weiterhin fehlen die Beobachtungen. Eine Abspaltung von besonderen Harnleitern vom Urnierengange erfolgt nicht, die Urniere wahrt allenthalben in ihren Beziehungen zum Ausführungsgange ihr ursprüngliches gleichmässiges Verhalten: indessen differenziren sich ihre Canälchen in verschiedener Weise, was Anlass gegeben hat, einen Genital- und Urnierentheil zu unterscheiden. Schliesslich geht die Urniere zum grössten Theile in mehr oder minder vollkommene Rückbildung: nur beim männlichen Geschlechte gewinnt ihr Genitaltheil und ihr Ausführungsgang eine grössere Bedeutung als Nebenhoden und Samenleiter.

3) Weiterhin entwickelt sich neben dem secundären Urnierengange (Wolff'schen Gange), aber selbstständig von ihm, der Müller'sche Gang als solide, jedoch sofort darauf sich aushöhlende Anlage, die successive von vorn nach hinten sich fortsetzt und der in Folge der am frühesten erfolgten Aushöhlung seines vorderen Endes (peritoneale Ausstülpung der Autoren) mit der Bauchhöhle gleich von Anfange an communicirt; das hintere Ende mündet erst später und auch nicht immer in die Kloake. Beim männlichen Geschlechte bleibt der Gang bedeutungslos und bildet sich mehr oder minder zurück, beim weiblichen wird er Oviduct und erreicht namentlich bei den Säugethieren (excl. Monotremen) durch Verbindung mit dem der Gegenseite sowie z. Th. mit dem secundären Urnierengange eine besondere Differenzirung (Uterus, Vagina — Genitalstrang).

4. Als Ersatz für die vergängliche Urniere entwickelt sich die bleibende Niere höchst wahrscheinlich durch Vereinigung zweier Anlagen, von denen die eine System des Ureters und der Sammelröhren) aus dem Ende des Urnierenganges sich ausstülpt, die andere (System der gewundenen Canälchen und Henle'schen Schleifen) sich selbstständig in dem dorsal von der Urniere gelegenen Stroma entwickelt, aber mit Wahrscheinlichkeit wie die Urnierencanälchen von dem Peritonealepithel ableitbar ist.

Die Geschlechtsorgane entstehen selbstständig vom Excretionssystem, gehen aber secundär die angegebenen Beziehungen zu diesem ein. Abdominalporen fehlen oder finden sich nur noch in Rudimenten (Crocodile), ohne irgend welche Bedeutung für die Ausfuhr der Genitalproducte zu haben.

# III. Theil.

## Vergleichende Zusammenstellung.

Nach den im 1. und 2. Theile angeführten Thatsachen beginnt die Entwickelung des Excretionssystems der kranioten Wirbelthiere, soweit die Ontogenie derselben bekannt ist, mit der Ausbildung eines paarigen Ganges, des Vornierenganges[1]), der bei den Einen (Cyclostomen, meiste Teleostier, Chondrostei[2]), Amphibien) vorn mit einem drüsigen Organe, der Vorniere, anfängt, während dasselbe bei den Anderen (einzelne Teleostier, Selachier, Amnioten) nicht zur Entwickelung gelangt. Wo die Vorniere vorhanden ist, kann sie sich weiter zum functionellen Harnorgan differenziren und im erwachsenen Zustande persistiren (Kopfniere der meisten Teleostier und der Chondrostier), oder sie bildet sich nach einer verschiedengradig erlangten Ausbildung wieder zurück und kann dann bei erwachsenen Thieren in grösseren (Cyclostomen) oder kleineren (Amphibien) Rudimenten restiren oder vollständig verschwunden sein (Amphibien). Der Vornierengang dagegen erhält sich in seinem allergrössten Theile bei sämmtlichen Kranioten und geht weitere wichtige Umbildungen und Beziehungen zu anderen Organen ein.

An dieses primitivste System der Excretionsorgane schliesst sich in der Regel (mit Ausnahme einiger Teleostier) nach einem längeren oder kürzeren Zeitintervalle ein zweites Harnsystem, das der Urniere, an. Dieselbe entwickelt sich in Gestalt von separaten, meist[3]) metamer angeordneten Anlagen, die sich hierauf mit dem Vornierengange verbinden, wodurch dieser zum primären Urnierengange wird. Diese Urniere, die bei den verschiedenen Abtheilungen der Kranioten eine sehr mannigfache Ausbildung erlangt, bleibt entweder lediglich als bleibendes Harnorgan bestehen (Cyclostomen, Teleostier[4]),

[1]) Bei den Amnioten ist diese Bezeichnung zu modificiren; vergl. pag. 75. und die weiter unten folgende Ausführung.

[2]) Vielleicht auch bei den übrigen Ganoiden, doch ist die Entwickelung derselben nicht bekannt.

[3]) Ausgenommen Salamandra, wahrscheinlich auch die anderen Urodelen und vielleicht auch die Anuren.

[4]) Bei einzelnen Teleostiern sind abortive Beziehungen der Urniere zu den Genitalien nicht ohne Weiteres auszuschliessen, doch ist bei dem Mangel jeglicher ontogenetischen Untersuchungen darüber weder für noch wider Sicheres zu berichten.

Ganoiden, wahrscheinlich Dipnoi, Laemargus) oder sie geht durch Verbindung eines (meist des vorderen Abschnittes mit den männlichen Genitalien neue Beziehungen als Nebenhoden ein (meiste Selachier, Amphibien, Amnioten); im letzteren Falle persistiren die übrigen Abschnitte als bleibendes Harnorgan (Selachier, Amphibien) oder sie bilden sich zu spärlichen Rudimenten zurück (Amnioten). Der primäre Urnierengang persistirt entweder unverändert (Cyclostomen, viele Teleostier, Laemargus) oder es vollzieht sich an ihm eine weitere Sonderung in neue Gänge (übrige Kranioten). Diese Sonderung ist eine zweifache: sie führt einerseits zur Abspaltung von Harnleitern für den hinteren Abschnitt der Urniere, andererseits zur Entstehung des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges (LEYDIG'schen Ganges SEMPER's). Die Abspaltung von Harnleitern für den hinteren Abschnitt der Urniere vom Urnierengange bedingt eine höhere Differenzirung der Urniere in einen vorderen und hinteren Abschnitt (LEYDIG'sche Drüse und Niere SEMPER's), hat aber wegen ihres beschränkten Vorkommens (bei vereinzelten Teleostiern, bei den Selachiern, bei vielen Urodelenmännchen) für die allgemeinen Beziehungen des Urogenitalsystems keine weitere Bedeutung. Die Sonderung des primären Urnierenganges, eigentlich des Vornierenganges, in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang hingegen ist wegen der grösseren Verbreitung (bei den Selachiern ausser Laemargus, den Ganoiden, den Dipnoi, den Amphibien und den Amnioten) und wegen der Einleitung neuer Beziehungen des Excretionssystems zu den Genitalorganen von wesentlichem Gewichte. Es ist das Verdienst GEGENBAUR's, zuerst diese Sonderung vergleichend-anatomisch begründet zu haben[1]; später

[1] Vergleiche GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1870. pag. 863 u. 864. SEMPER (Urogenitalsystem etc. 1875 pag. 405 u. 406) zweifelt die Bedeutung der Darstellung GEGENBAUR's an und spricht in einer heftigen Polemik die Ansicht aus, dass der Erklärung GEGENBAUR's bisher (bevor von SEMPER die Spaltung des primären Urnierenganges bei Haien ontogenetisch festgestellt worden) alle Thatsachen entgegengestanden hätten und dass diesen damit im Interesse einer subjectiven Auffassung Gewalt angethan worden sei. »Nach den bis jetzt vorliegenden« (cf. pag. 406), »zur Geltung gekommenen Beobachtungen haben Eileiter und Samenleiter der Amnioten nichts miteinander zu thun; sie trotzdem durch die miteinander zeitlebens mehr oder minder weit verbundenen Eileiter und Samenleiter der Amphibien erklären und zwar ohne Ausfüllung der vorhandenen Lücken durch Beobachtungen erklären wollen, zeugt wohl von genialer Vorahnung des wirklich Richtigen, nicht aber von ruhig bewusstem Fortschreiten auf klar und scharf umgrenzter Bahn. Wunder neh-

wurde sie für die Selachier von SEMPER, für die Amphibien von SPENGEL und mir durch die ontogenetische Untersuchung bestätigt. Diese Sonderung bleibt entweder abortiv (männliche Selachier) oder sie beschränkt sich auf den vorderen resp. mittleren Abschnitt des

men kann es dann freilich nicht, wenn trotz einzelner richtiger, aber nur instinctiv erfasster Ausblicke doch der klare Einblick verhindert und durch die mannigfachsten Unklarheiten, welche nicht genügendes Argumentenmaterial nothwendig herbeiführen muss, verschleiert wird. — Jetzt indessen liegt die Sache anders. Nun durch mich zuerst der wirkliche Entwickelungsvorgang der ausführenden Geschlechtscanäle bei Plagiostomen endgültig erkannt worden ist« etc.

Es handelt sich also hier wesentlich um einen Prioritätsstreit und um einen persönlichen Ausfall, auf den einzugehen hier nicht der Ort ist. Nur einige sachliche Klarlegungen seien gestattet. Als GEGENBAUR 5 Jahre vor SEMPER seine Theorie aufstellte, war allerdings noch keine Ontogenie des MÜLLER'schen Ganges der Haie bekannt, aber es lag ein reiches vergleichend-anatomisches Material vor, das ganz zerstreut zwar dennoch alle zu einem beweiskräftigen Schlusse nöthigen Entwickelungsstadien darbot. Von der Persistenz des primären Urnierenganges bei Cyclostomen und Teleostiern und von der in mannigfachster Weise forftgeschrittenen partiellen Spaltung desselben bei Ganoiden und Amphibien (nach den Angaben LEYDIG's und WITTICH's) bis zu der mehr oder minder vollkommenen Sonderung in zwei Gänge bei Amphibien und Amnioten existirte eine, bisher nur noch nicht erkannte, thatsächliche vergleichend-anatomische Reihe, die in Bezug auf Vollständigkeit sich wenig von der später von SEMPER gefundenen ontogenetischen Reihe bei Acanthias oder Mustelus unterschied. Diese vergleichend-anatomische Reihe zusammenzustellen und methodisch zu verbinden, war allerdings die That eines nicht inferioren Geistes, — hier aber von subjectiver Auffassung, durch welche den Thatsachen Gewalt angethan werde, von Vorahnen und Mangel an ruhig bewusstem Fortschreiten auf klar und scharf umgrenzter Bahn, von nur instinctiv erfassten Ausblicken, von Unklarheit etc. zu sprechen, zeugt wenig von gerechter Beurtheilung.

Die Kenntniss der morphologischen Thatsachen gipfelt in der phylogenetischen Erkenntniss derselben; den Weg zu derselben eröffnen die vergleichend-anatomische und die ontogenetische Methode, erstere vorwiegend Methode des combinirenden Urtheils, letztere vorwiegend Methode der Beobachtung. Beide dürfen sich nicht ausschliessen, sondern müssen sich vereinen und ergänzen. GEGENBAUR ist nun für den vorliegenden Fall von der vergleichend-anatomischen, SEMPER von der ontogenetischen Methode ausgegangen. GEGENBAUR's damals aufgestellte Theorie besteht noch jetzt zu Recht in ihrem ganzen Umfange und in ihrer vollen Klarheit, SEMPER hingegen kam auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen zu Ansichten über die Bildung des MÜLLER'schen Ganges und des Samenleiters, die er innerhalb elf Monaten (während der Veröffentlichung von 4 darauf bezüglichen vorläufigen Mittheilungen und einer grösseren Abhandlung) zweimal, das eine Mal (Centralblatt 1874 pag. 818) als »entschieden falsch«, das andere Mal (Centralblatt 1875 pag. 465) als »gänzlich falsch,« widerrufen hat, um schliesslich die Gleichheit oder Aehnlichkeit seiner neuesten Ansicht mit der von GEGENBAUR

primären Urnierenganges (Ganoiden) oder sie vollzieht sich in der ganzen Ausdehnung desselben (weibliche Selachier, Dipnoi, Amphibien, Amnioten)[1]. Im letzteren Falle ist der Bildungsmodus ein sehr verschiedener: entweder geschieht die Bildung des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges durch mehr oder minder gleichwerthige Spaltung des primären Urnierenganges (Selachier), oder der MÜLLER'sche Gang bildet sich durch solide Abschnürung von der Wand des primären Ganges und höhlt sich erst später aus (Salamandra)[2], oder er entwickelt sich gleich daneben, aber in selbstständiger Differenzirung (Amnioten)[3]. Die functionelle Bedeutung beider Gänge geht dahin, dass der secundäre Urnierengang die Beziehungen des primären zur Urniere übernimmt, der MÜLLER'sche Gang Ausführungsgang für die Genitalproducte wird. In erster Ausbildung (bei Ganoiden, wahrscheinlich auch Dipnoi) führt er in gleicher Weise Samen wie Eier aus, in weiterer Differenzirung des Urogenitalsystems (bei Selachiern, Amphibien und Amnioten) entwickelt er sich lediglich zum Oviducte, während durch die oben angegebene Verbindung der Urniere mit den Hoden der secundäre Urnierengang zugleich die Function eines Vas deferens übernimmt.

Bei den Amnioten kommt es, als Ersatz für die vergängliche Urniere derselben, zur Ausbildung eines dritten Harnsystems, das

---

vertretenen zuzugeben. Und danach spricht SEMPER GEGENBAUR »das ruhig bewusste Fortschreiten auf klar und scharf umgrenzter Bahn« ab! —

Schliesslich, wie füllt SEMPER die vermeintlich von GEGENBAUR gelassene Lücke zwischen den bezüglichen Verhältnissen bei Amnioten und Anamnien aus, wie erklärt er die »verschiedenen scheinbar einander widerstreitenden Angaben«? — »Durch die Thatsache« (der selbstständigen Entstehung des WOLFF'schen Ganges bei den Reptilien) »im Verein mit der Annahme, dass wirklich am Vorderende des WOLFF'schen Ganges der MÜLLER'sche direct aus diesem entstehe«, — einer Annahme, der alle bekannten Thatsachen entgegenstehen.

[1] Von den fraglichen Verhältnissen der Teleostier sehe ich hier ab.

[2] Ob die Bildung auch bei den anderen Amphibien in derselben Weise erfolgt, ist unbekannt. SPENGEL spricht in seiner kurzen vorläufigen Mittheilung von einer Spaltung bei Tritonenlarven nach Art der Haientwickelung; da aber bei diesen sowohl solide Abschnürung als gleichwerthige Spaltung vorkommt, ist ungewiss, welchen speciellen Bildungsmodus SPENGEL meint.

[3] Bei den Amnioten ist das Bildungsmaterial der beiden Gänge vom Anfang der ontogenetischen Entstehung an bereits gesondert; es ist daher der zuerst entstandene Gang (WOLFF'scher Gang der Autoren) dem Vornierengang der Anamnia nicht direct homolog, sondern entspricht ihm erst nach Abzug des Bildungsmaterials für den MÜLLER'schen Gang. Er ist deshalb als secundärer Vornierengang und nach der Verbindung mit der Urniere gleich als secundärer Urnierengang aufzufassen. Vergl. pag. 75 und 76.

durch die Niere und den Ausführungsgang derselben, den Nierengang oder Ureter, repräsentirt wird. Dieses Harnsystem entwickelt sich höchst wahrscheinlich durch secundäre Verschmelzung von zwei ursprünglich getrennten Anlagen, von denen die eine (Nierengang und Sammelröhren) sich aus dem Ende des secundären Urnierenganges ausstülpt, während die andere distal oder dorsal von der Urniere (wahrscheinlich als Abkömmling des Peritoneum's) entsteht.

Die Genitalorgane, deren speciellere Anordnung hier nicht besprochen wird, entwickeln sich ursprünglich allenthalben getrennt von dem Excretionssysteme [1]. Mit ihrer weiteren Ausbildung bleiben sie entweder ausser Beziehung zu diesem (Cyclostomen, Teleostier [2], wahrscheinlich Laemargus) [3] und entleeren ihre Producte durch Pori abdominales, oder Samen und Eier werden von den MÜLLER'schen Gängen aufgenommen (Ganoiden und wahrscheinlich Dipnoi), oder durch Differenzirung specieller Verbindungen der Hoden mit der Urniere leitet diese nebst ihrem Ausführungsgange (dem secundären Urnierengange) den Samen aus, während der MÜLLER'sche Gang sich auf die Ausführung der Eier beschränkt (Selachier ausser Laemargus, Amphibien, Amnioten).

Dies die allgemeinen Grundzüge einer vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Excretionssystems der kranioten Vertebraten, soweit fremde und eigene Untersuchungen dieselbe an die Hand geben.

Nach dieser vergleichenden Entwickelung wird zu entscheiden sein, wie hoch oder niedrig die Excretionsorgane der einzelnen Abtheilungen ausgebildet sind. Diejenigen Vertebraten werden die niedrigste Stufe im allgemeinen Organisationsplane des Excretionssystems [4] einnehmen, bei denen lediglich ein Vornierensystem zur

---

[1] Dies ist für die Anamnia sicher erwiesen; bezüglich der Amnioten bestehen noch vereinzelt davon abweichende Auffassungen, die indessen durch anderseitige gewichtige Beobachtungen viel von ihrem früher mehr anerkannten Werthe eingebüsst haben und mit der weiteren Aufklärung der einschlägigen Verhältnisse wahrscheinlich ganz fallen werden.

[2] Wie ich schon oben betont, bestehen vielleicht bei den meisten Teleostiern sehr primitive Beziehungen zu dem Excretionssystem, über deren Realität indessen erst nach der ontogenetischen Untersuchung geurtheilt werden darf (vergl. auch GEGENBAUR, Grundriss etc. pag. 614 und BALFOUR, Urogenital Organs etc. pag. 36).

[3] Auch bei Laemargus ist noch festzustellen, ob die Genitalproducte nur durch die Abdominalporen, oder ob sie nicht auch durch den primären Urnierengang entleert werden können.

[4] Es bedarf wohl kaum der besonderen Betonung, dass es mir zunächst ganz fern liegt, aus dieser Uebersicht über die Excretionsorgane weitere Schlüsse

Ausbildung gelangt (einzelne Teleostier, falls die noch zu gebende Ontogenie derselben nicht eine [abortive] Ausbildung des Urnierensystems nachweist); eine höhere kommt denen zu, bei welchen auf das Vornierensystem das der Urniere folgt (übrige Anamnien); die höchste endlich bieten diejenigen dar, bei welchen sich an die Differenzirung des Vornierensystems und Urnierensystems die der Niere anschliesst (Amnioten). Jedes einzelne System ist wiederum den verschiedengradigsten einseitigen Differenzirungen unterworfen, und nach diesen werden sich weiterhin höhere oder niedrigere Grade der Entwickelung innerhalb der drei Hauptstufen der morphologischen Ausbildung ergeben. Es kann sogar vorkommen, dass das Vornierensystem allein z. B. eine Höhe der einseitigen Ausbildung erreicht (Teleostier), die es leistungsfähiger macht als die auf mehr abortivem Stadium verbliebenen gemeinsam vorhandenen Vornieren- und Urnierenbildungen (Myxinoiden). Damit ist eine höhere functionelle (physiologische) Differenzirung der ersteren gegenüber den letzteren gegeben; — die morphologische Stellung kann dadurch nicht alterirt werden.

---

Hiermit möchte ich indessen die vorliegenden Untersuchungen nicht abschliessen, ohne vorher noch einige vergleichende und kritische Erörterungen hinzugefügt zu haben, zu denen ich einerseits durch die grosse Mannigfaltigkeit des Entwickelungsmodus der einzelnen Abschnitte des Excretionssystems, andererseits durch die verschiedenen Differenzen zwischen den neuerdings von Anderen (namentlich Semper und Balfour) vertretenen Auffassungen und der meinigen veranlasst werde. Diese Mannigfaltigkeit der Entwickelung zu erklären und meine Auffassung zu begründen, ist der Zweck der folgenden Ausführungen, die ich mit der Besprechung des Systems der Vorniere und des Vornierenganges beginne.

## I. Vornierensystem. Vorniere und Vornierengang (resp. Wolff'scher Gang).

Bekanntlich hat W. Müller am Schlusse seiner Untersuchungen über das Urogenitalsystem der Cyclostomen[1] den Satz aufgestellt: »Es verhält sich bei den Petromyzonten die Urniere ähnlich zur Vor-

auf die Gesammtorganisation der bezüglichen Thiere zu machen oder gar darauf hin eine neue Systematik der Vertebraten zu begründen.

[1] Müller, W., Ueber das Urogenitalsystem etc. 1875. pag. 36.

niere wie bei den Amnioten die Niere zur Urniere; dies gilt aber für alle amnionlosen Kranioten, wie ich in einer umfassenderen Arbeit nachweisen werde.« Dieser Satz gibt SEMPER Anlass zu einer sehr scharfen und absprechenden Kritik[1]. Ich hingegen mache die in ihm enthaltene Auffassung des Excretionssystems der Vertebraten, allerdings mit einigen Modificationen, zu der meinigen. SEMPER's Kritik gipfelt etwa in folgenden Puncten: 1) Die MÜLLER'sche »Vorniere« fehlt bei manchen Anamnien, z. B. bei den Plagiostomen. 2) Vielleicht will MÜLLER bei diesen den primären Urnierengang (Vornierengang) als Vorniere aufgefasst wissen[2], — dieser kommt aber hier nie zur Function, da bei den Plagiostomen die Segmentalgänge (Urnierenanlagen) lange vor der Einmündung des Ganges in die Kloake auftreten. 3) SEMPER habe nachgewiesen, dass die Urniere der Anamnien die Homologa sowohl der Urniere als bleibenden Niere der Amnioten in sich enthalte; darum sei die von MÜLLER angeführte Parallele falsch. 4) Selbst da, wo die »Vorniere« vorkomme, könne sie nicht als Nierenbildung aufgefasst werden, denn »nach dem jetzt bekannten Typus in der Entwickelung der Urniere, wie der bleibenden Niere muss daran festgehalten werden, dass als Niere bei den Wirbelthieren nur ein Organ zu bezeichnen sei, das aus der Verwachsung von isolirten Segmentalorganen (Urnierencanälchen) mit einem früher vorhandenen Ausführungsgange entstehe und in welchen durch Einwucherung eines Gefässknäuels in den Grund des primären Segmentalganges (oder der Segmentalblase) ein MALPIGHI'sches Körperchen gebildet werde.« Von allem diesen sei weder bei der »Urniere« noch dem Urnierengange (Vornierengange) eine Rede. Einerseits sei die Entstehung derselben eine ganz andere, als die der Urniere, und namentlich bezeichne der Trichter des Urnierenganges der Selachier nicht eine ursprüngliche Einstülpungsstelle aus der Bauchhöhle, sondern eine Durchbruchstelle eines ursprünglich geschlossenen Canals in dieselbe; andererseits sei das sogenannte MALPIGHI'sche Körperchen der Vorniere der Amphibien sicherlich kein solches, sondern erinnere in seiner Structur durchaus an die Nebennieren der Plagiostomen, — wie auch (p. 429) die von GÖTTE versuchte Deutung des vorderen Abschnittes der Leibeshöhle bei den Amphibien, in der ein Glomerulus vorhanden sein und in die sich

[1] SEMPER, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 439 f.

[2] Hier wird W. MÜLLER eine Ansicht, allerdings zunächst noch mit »vielleicht« untergeschoben, die er meines Wissens nirgends ausgesprochen oder angedeutet hat.

die Müller'sche Vorniere öffnen solle, als »Harncanalkapsel«, als recht gezwungen bezeichnet wird. Auch bei den Teleostiern scheine Semper der Beweis nicht erbracht zu sein, dass ein Malpighi'sches Körperchen der Vorniere existire, er müsse vielmehr »nach allerdings flüchtiger Untersuchung« glauben, dass es sich auch hier um eine Nebenniere handele (p. 445). 5) »Es spricht endlich gegen die W. Müller'sche Auffassung des primären Urnierenganges als wirklicher Vorniere[1], die bei den Plagiostomen völlig sicher gestellte Umwandlung desselben in Müller'schen und Wolff'schen (oder Leydig'schen) Gang. Wollte man Müller's Deutung zu Liebe den Urnierengang der Anamnia als ein verschwindendes Organ, als Vorniere ansehen, so müsste vor Allem erst der Nachweis eines selbstständigen und späteren Auftretens des Eileiters und des Samenleiters — oder eines Müller'schen und Wolff'schen Ganges — geliefert werden. Dies zu thun, dürfte W. Müller schwer werden gegenüber dem von mir gelieferten Beweis der Entstehung beider Canäle aus dem primären Urnierengang heraus« (p. 441). — Semper hält danach die Aufstellung einer Vorniere bei den Anamnia für unberechtigt und bezeichnet dies Organ, »dessen physiologische Bedeutung sicherlich nicht die einer Niere ist«, als Müller'sches Knäuel.

Auf diese Gründe habe ich in Kürze Folgendes zu erwidern. Ad 1) W. Müller hat allerdings geirrt, wenn er eine Vorniere ohne Weiteres allen Anamnien zuschreibt; sie fehlt, wie ich Semper beipflichte, den untersuchten Plagiostomen, ausserdem einzelnen Teleostiern und vielleicht auch den Dipnoi. Dieser Mangel bei einzelnen Abtheilungen beweist aber jedenfalls nichts gegen die Existenzberechtigung dieser »Vorniere«. Dass z. B. bei einigen Teleostiern ein Homologon der Urniere fehlt, wird sicherlich nicht zum Beweise gegen die Realität der Urniere bei den Wirbelthieren überhaupt erhoben werden können. Ad 2) Dass der Vornierengang der Plagiostomen vor dem Auftreten der Urniere derselben nicht zur Function kommt, spricht nur für die verkürzte Entwickelung bei dieser Abtheilung, nicht aber gegen seine Functionsfähigkeit überhaupt, — wie man z. B. aus dem Umstande, dass die Kiemen bei den Amnioten nur abortiv angelegt werden, niemals gegen die functionelle Realität der Kiemen überhaupt schliessen wird. Ausserdem aber kommt die Vorniere und der Vornierengang bei anderen Anamnien sehr wohl zur Function,

[1] Die Semper'sche Vermuthung über eine eventuelle Ansicht Müller's ist hier Fait accompli und figurirt als »Müller'sche Auffassung«!

entweder (bei den Cyclostomen und Amphibien) während eines längeren Abschnittes der Larvenzeit, also gerade wie die Urniere bei den Amnioten, oder (bei den meisten Teleostiern und bei den Chondrostei) auch während des ganzen Lebens und, was ich besonders hervorheben möchte, bei einigen (Pectorales pediculati, Pterois, meiste Gymnodonten, Sclerodermi) sogar als ausschliessliche Nierenbildung [1]). Dieses Verhalten dürfte genügen, um die Berechtigung der Aufstellung eines eventuell auch functionsfähigen Vornierensystems zu beweisen. Ad 3) Der hier enthaltene Grund involvirt die Hypothese Semper's (und Balfour's), dass die Urniere der Anamnien der Urniere und Niere der Amnioten entspreche; eine Hypothese kann aber nicht zum Gegenbeweise verwerthet werden. Semper erhebt seine Hypothese allerdings zur Theorie, indessen werde ich weiter unten (sub III. Niere) den Nachweis versuchen, dass die Niere der Amnioten eine neue, der Urniere der Anamnie nicht homologe Bildung ist. Ad 4) Semper stellt hier eine Definition der Nierenbildungen auf, die allerdings auf die Vorniere nicht passt. Diese Definition erschöpft indessen keinesfalls das wahre Wesen der Nierenbildungen, sondern ist nichts weiter als ein ganz subjectives Schema, das sich Semper von Urniere und Niere macht, — und dem sich nicht einmal die zweifellose Urniere der Urodelen, speciell der Salamandra maculata, fügt [2]). Es ist sehr erklärlich, das Semper von den Plagiostomen ausgehend zu diesem Nierenbegriffe gelangte; der Mangel einer Vorniere und die regelmässige Anordnung der

---

[1]) Semper kennt die letzterwähnte Thatsache, die er aber pag. 444 (ob mit Grund?) zu bezweifeln scheint. Uebrigens deutet er die Kopfniere, falls ich ihn recht verstehe als stark entwickeltes oder persistirendes Müller'sches Knäuel (pag. 450). Danach würden diese Teleostierabtheilungen mit Amphioxus allein die Eigenschaft theilen, gar keine Nieren zu besitzen, während ihre nächsten Verwandten durch sehr ansehnliche Nierenbildungen ausgezeichnet sind!

[2]) Semper führt selbst (pag. 437) an: »Es fragt sich ob die Einsenkungen (des Peritoneums, aus denen sich die Urnierencanälchen entwickeln) segmentweise auftreten, also wirklich Anfänge echter Segmentalorgane sind; doch zweifle ich nicht daran, dass dem so sei, oder dass die etwa vorkommenden Abweichungen noch einmal befriedigend aufgeklärt werden mögen, weil sonst von einer Homologie zwischen Niere der Amphibien und derjenigen der Plagiostomen und Amnioten gar nicht die Rede sein könnte«. Nun ist allerdings inzwischen (bei Salamandra) gefunden worden, dass die Urnierencanälchen in ganz unregelmässigen Zahlenverhältnissen sich anlegen und damit im Semper'schen Sinne — falls nicht noch eine befriedigende Aufklärung dafür gefunden werden kann — nachgewiesen, dass von einer Homologie zwischen Amphibien- und Selachierniere keine Rede sein kann.

früh entstehenden Urniere sind wohl geeignet, Zweifel an der Bedeutung der ersteren hervorzurufen. Eine eingehende Untersuchung der Entwickelung des Vornierensystems der Amphibien, Teleostier und Cyclostomen hingegen kann über diese bei gewissen Stadien ganz hervorragende Nierenbildung nicht unklar lassen. Ich sehe danach keinen Grund, von dem bisher gebräuchlichen Nierenbegriffe abzugehen, und erblicke in der Vorniere eine Bildung, die allerdings im Einzelnen von Urniere sowohl wie von Niere mannigfach abweicht, die aber bei den meisten Anamnien kürzer oder länger als einziges Harnorgan fungirt und sich, soweit sie genauer bekannt ist, aus den Hauptbestandtheilen der Nieren, aus gewundenen Harncanälchen und Malpighi-schen Körperchen, zusammensetzt. Das, was die früheren Autoren (und ich mit ihnen) als Malpighi'sches Körperchen bezeichnen, erkennt Semper nicht als solches an und deutet es bei den Teleostiern auf Grund von »allerdings flüchtiger Untersuchung« als Nebenniere. Ich gebe zu, dass die Lage dieses Malpighi'schen Körperchens von der der Malpighi'schen Körperchen der Urniere sehr abweicht; ich finde ferner, dass das Malpighi'sche Körperchen der Petromyzontenvorniere [1]) eine andere Lage hat, als das der Vorniere der Teleostier, Ganoiden und Amphibien. Ich möchte deshalb auch keine speciellere Homologie oder speciellere Homodynamie zwischen den Malpighi'schen Körperchen der Vorniere und der Urniere resp. Niere) behaupten. Daraus aber kann ich noch keinen Grund entnehmen, seine Natur als Malpighi'sches Körperchen überhaupt zu bezweifeln und dafür eine ganz problematische Homologie mit einer Nebennierenbildung zu betonen. Das Malpighi'sche Körperchen der Vorniere setzt sich zusammen aus einem Gefässknäuel und einer umkleidenden Epithelschichte, die vom Peritoneum abstammt, — dasselbe ist bei den Malpighi'schen Körperchen der Urniere der Fall. Ferner liegt das Malpighi'sche Körperchen der Vorniere der Teleostier, Chondrostier und Amphibien der Peritonealöffnung (resp. den Oeffnungen) derselben gegenüber und tritt durch Abschluss von der Bauchhöhle zu derselben in nähere Beziehung. Dieser Abschluss bleibt entweder unvollkommen (Amphibien), oder er gelangt zur vollkommenen Ausbildung und führt zur Bildung einer ganz selbstständigen Bowman'schen Kapsel (Teleostier, Acipenser), die sich abge-

[1]) Von den Glomerulis in der Vorniere von Myxine sehe ich hier ab, da dieselben eher Glomeruli eines vordersten in dem Vornierenbereiche liegenden Urnierentheils, als unzweifelhafte Vornierenglomeruli zu sein scheinen. Der Entwickelungsgeschichte ist hier noch ein reiches Feld vorbehalten.

sehen von der abweichenden Lage ganz wie die entsprechende Bildung der Urniere verhält[1]: aber auch für die Fälle von unvollkommenem Abschlusse existirt eine gewisse Uebereinstimmung mit den Malpighi'schen Körperchen der mit der Bauchhöhle bleibend communicirenden Urnierencanälchen der Selachier und Amphibien. Endlich ist die Ausbildung und Verkümmerung des Malpighi'schen Körperchen der Vorniere an die Entwickelungsphasen der Vorniere selbst gebunden; wo diese zu hoher bleibender Entwickelung kommt (Teleostier und Acipenser), zeigt auch das Malpighi'sche Körperchen derselben eine ansehnliche Ausbildung, wo dieselbe sich rückbildet (Amphibien), fällt auch das Malpighi'sche Körperchen einem Reductionsprocesse anheim. Für eine Nebennierenbildung würde diese Abhängigkeit etwas Räthselhaftes darbieten; für ein Malpighi'sches Körperchen ist sie sehr verständlich. Ich werde also durch die Semper'schen Ausführungen in keiner Weise veranlasst, von der bisherigen Deutung dieses Körperchens abzugehen. Es ist ein Malpighi'sches Körperchen, das allerdings anders gelagert ist, als die bezüglichen Bildungen der Urniere und Niere; damit ist aber nur ausgedrückt, dass die Vorniere eine andere Nierenbildung repräsentirt, als Urniere und Niere, nicht aber, dass auf sie überhaupt der Nierenbegriff nicht anwendbar sei. — Gegen die Vergleichung der Vorniere resp. des Vornierenganges mit der Urniere führt Semper noch die Thatsache auf, dass sich bei den Plagiostomen das abdominale Ostium nicht wie die Urnierencanälchen durch Ausstülpung aus der Bauchhöhle, sondern durch einen Durchbruch in dieselbe entwickele. Dazu ist zu bemerken, dass gerade da, wo das Vornierensystem am ursprünglichsten auftritt und wo seine Entwickelung am ausreichendsten erkannt ist, dasselbe sich durch Abschnürung von der Bauchhöhle aus differenzirt; das abweichende Verhalten bei den Plagiostomen ist auch mir für meine Auffassung des Excretionssystems willkommen und werde ich weiter unten Gelegenheit finden, es für meine Annahme zu verwerthen. Ad 5) Zu dem hier angeführten Grunde ist einfach zu bemerken, dass es Müller gar nie eingefallen ist, den primären Urnierengang (Vornierengang) als Vorniere aufzufassen, und dass er eben so wenig jemals eine Vergänglichkeit des

[1] Ich verweise hier des Näheren auf meine früheren Angaben (pag. 8, 11 f., 45 und 59), sowie auf die Darstellung Götte's (Entwickelungsgeschichte der Unke p. 825 f.), die zugleich den unsicheren Punct in Rosenberg's Darstellung aufklärt.

ersteren behauptet hat. SEMPER schiebt ihm also eine Auffassung unter, welche wie die bezügliche Polemik ganz imaginär ist.

Die soeben ausgeführte Besprechung der SEMPER'schen Gründe gegen die Aufstellung einer Vorniere dürfte hinreichend erwiesen haben, dass es mit der Berechtigung des Systems der Vorniere und des Vornierenganges nicht so schlimm steht, wie es nach den bestimmten Erklärungen dieses Autors scheinen könnte. Ich halte es also als ein System aufrecht, das von der Urniere sowohl wie von der Niere nicht unwesentlich abweicht, aber jedenfalls zu den Nierenbildungen zu rechnen ist.

Die morphologische Ausbildung, die Entstehung und die Zeitdauer des alleinigen Bestehens dieses Systems verhält sich bei den einzelnen Abtheilungen in so bemerkenswerther und mannigfaltiger Weise, dass ich auf diesen Punct noch kurz eingehen muss.

A. Bezüglich der morphologischen Ausbildung des Vornierensystems gilt Folgendes:

1. Bei den Cyclostomen, den meisten Teleostiern, bei Acipenser und bei den Amphibien erreicht es seine höchste Entwickelung und besteht hier aus einer ansehnlichen Vorniere, die durch zahlreiche (Myxinoiden) oder durch wenige (4—5 bei Petromyzon, 4 bei Coecilia rostrata, 3 bei Anuren, 2 bei Urodelen) oder nur durch eine Peritonealcommunication (Teleostier, Chondrostier) mit der Bauchhöhle communicirt, und aus dem Vornierengange, der unmittelbar aus der Vorniere sich fortsetzt, hinten in die Kloake mündet und später (nach der Umwandlung in den primären Urnierengang) eine Sonderung in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang eingehen kann.
2. Bei den Selachiern[1] fehlt die Vorniere: das Vornierensystem wird repräsentirt durch einen mit der Bauchhöhle vorn communicirenden Vornierengang, der (ganz oder theilweise) das Bildungsmaterial für MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang in sich enthält.
3. Bei den Amnioten entwickelt sich ein ausser Beziehung zur Leibeshöhle bleibender Vornierengang, der lediglich das Material für den secundären Urnierengang in sich enthält und deshalb als secundärer Vornierengang (WOLFF'scher Gang) zu bezeichnen ist (vergl. pag. 75 u. 81 Anm. 3).

[1] Vielleicht gehören auch hierher die der Kopfniere ermangelnden Teleostier. Da indessen die Entwickelung derselben ganz unbekannt ist, möchte ich sie nicht ohne Weiteres einreihen.

B. Für die Entstehung dieses Systems ist, unter Aufrechterhaltung der drei soeben aufgestellten Abtheilungen, Folgendes zu betonen:

1) Soweit die Entwickelung hinreichend beobachtet ist (bei Teleostiern und Amphibien) [1]), entsteht die gesammte Anlage in ihrer ganzen Länge durch rinnenartige Abschnürung von der Leibeshöhle; die Peritonealcommunicationen der Vorniere bezeichnen die Stellen, wo diese Abschnürung sich nicht vollzogen, sind also primäre Einstülpungsbildungen; der übrige Theil sondert sich vollkommen von der Bauchhöhle und tritt erst später (durch Durchbruch) in secundäre Beziehung zur Kloake.
2) Bei den Selachiern entsteht die Anlage als ein mit einer vorderen knopfförmigen Anschwellung versehener solider retroperitonealer Strang, der sich darauf aushöhlt und zugleich durch Durchbruch an seinem vorderen Ende mit der Bauchhöhle in Verbindung setzt.
3) Bei den Amnioten entsteht der Wolff'sche Gang als solider Strang, der sich danach aushöhlt, aber vorn blind beginnt und nie mit der Bauchhöhle in Communication tritt [2]).

C. Für das alleinige Bestehen dieses Systems ergibt sich, wieder unter Aufrechterhaltung der drei Abtheilungen, Folgendes:

1) Bei einzelnen Teleostiern besteht es als einzige Nierenbildung das ganze Leben hindurch, — bei den meisten Teleostiern und den Chondrostei (vielleicht bei allen Ganoiden) persistirt es während der ganzen Lebensdauer neben dem Systeme der Urniere, das sich erst nach deutlicher Ausbildung des Vornierensystems an dasselbe anschliesst, — bei Petro-

---

[1]) Die bisherigen Beobachtungen über die Entwickelung des Vornierensystems von Petromyzon sind noch zu lückenhaft, um hier eingereiht zu werden. W. Müller's jüngstes beobachtetes Stadium zeigte bereits einen entwickelten Canal und wurde aus Mangel an Material auch nicht durch die Querschnittmethode untersucht. — Anders verhält es sich bei den Teleostiern und Amphibien, bei denen die bezüglichen Verhältnisse mit genügender Genauigkeit ermittelt werden konnten. Semper ist allerdings von der Richtigkeit der Untersuchungen Rosenberg's nicht überzeugt (pag. 444), indessen, wie mir scheint, ohne gerechten Grund, da es meines Wissens nur wenige Entwickelungserscheinungen gibt, die so überzeugend und eingehend dargelegt worden sind wie die erste Entstehung des Vornierenganges durch Rosenberg.

[2]) Von Romiti's bereits hinreichend widerlegter Angabe sehe ich ganz ab; auch die bezügliche Darstellung Kowalevsky's konnte ich nicht bestätigen (cf. pag. 65).

myzonten und Amphibien existirt es eine Zeit lang als alleinige Nierenbildung, und erst nachdem der Vornierengang schon lange in Communication mit der Kloake bestanden hat, kommt das Urnierensystem zur Ausbildung.

2) Bei den Selachiern besteht der Vornierengang einige Zeit als Canal allein; noch bevor er sich hinten nach aussen geöffnet hat, kommt es zur Bildung der Urniere.

3) Bei den Amnioten dauert das ausschliessliche Bestehen des Wolff'schen Ganges nur ganz kurze Zeit; noch bevor er sich in toto ausgehöhlt hat, beginnt die Entwickelung der Urniere.

Eine Zusammenstellung dieser drei Kategorien der morphologischen Ausbildung, der Entstehung und der Zeitdauer des alleinigen Bestehens gestaltet sich folgendermassen:

A) Bei den meisten Anamnien: Hohe Entwickelung des Vornierensystems, — Entstehung durch rinnenartige Ausbuchtung der Bauchhöhle und partielle Abschnürung von derselben Ueberbleiben von primären Peritonealcommunicationen, — lange alleinige Persistenz und Functionirung, ehe die Urniere auftritt; in einzelnen Fällen sogar ausschliessliche Vertretung des Excretionssystems.

B) Bei den Selachiern: Geringere Entwickelung durch blosse Ausbildung eines Elemente des Müller'schen Ganges und des secundären Urnierenganges enthaltenden Vornierenganges, — Entstehung als solider vorn knopfförmig verdickter Strang, der sich danach aushöhlt und vorn mit der Peritonealhöhle in Communication setzt (secundäre Peritonealöffnung), — kürzere alleinige Persistenz und Auftreten der Urnierenanlagen vor Oeffnung des Ganges in die Kloake.

C) Bei den Amnioten: Noch geringere Entwickelung durch Bildung eines lediglich Elemente des secundären Urnierenganges enthaltenden Wolff'schen Ganges, — Entstehung als solider Strang, der sich hierauf zum Canal aushöhlt, aber stets von der Peritonealhöhle getrennt bleibt, — ganz kurze alleinige Persistenz und Auftreten der Urnierenanlagen, während der hintere Abschnitt noch strangförmig angelegt ist.

Besteht darin ein zufälliges Zusammentreffen oder ein tieferer entwickelungsgeschichtlicher Zusammenhang? Repräsentiren die unter C) oder die unter A aufgeführten Thierabtheilungen die niederste Stufe der Entwickelung des Excretionssystems? Für beide Fragen entscheide ich mich in dem letzt angegebenen Sinne.

Semper ist nicht entgangen, dass bei den Amphibien zwischen der Entstehung des Vornierenganges (Urnierengang Semper's) und des Urnierensystems (Segmentalorgane Semper's) eine längere Zeit verstreicht, als bei den Plagiostomen, und dass die bei den Amphibien höhere Ausbildung dieses Systems (durch Differenzirung einer Vorniere = Müller'schen Knäuels Semper's) zu dem späten Auftreten der Urniere in Beziehung steht. Er versucht auch dafür eine Erklärung und formulirt diese folgendermassen (pag. 453): »Mit der Vergrösserung des Zeitintervalls zwischen dem Auftreten des Urnierenganges und des ersten Segmentalorgans der Niere tritt eine eigenthümliche Modification des ersteren durch die Bildung des Müller'schen Knäuels ein.« Dieser Satz Semper's besagt also, dass die Entwickelung der Excretionsorgane der Amphibien eine Retardation erfahre und dass in Folge dieser besonderen ontogenetischen Verlängerung eine neue Eigenthümlichkeit in den Entwickelungsplan des Excretionssystems hineintrete, nämlich die Ausbildung der Vorniere (des Müller'schen Knäuels). Wäre diese Auffassung richtig, so verlöre allerdings die Existenz der Vorniere jede tiefere phylogenetische Bedeutung; die Vorniere würde zu einer speciell ontogenetischen Anpassungsbildung, die in die Kategorie der cenogenetischen Erscheinungen einzureihen wäre. Meiner Ansicht nach ist dem nicht so. Hat überhaupt der Begriff der cenogenetischen Retardation seine Bedenklichkeiten, findet in vielen Fällen das, was man ontogenetisch retardirt nennt, durch die Annahme einer ontogenetischen Verkürzung der Entwickelung correlativer Organe eine genügende Aufhellung, — oder erklärt es sich noch einfacher als ein primitiveres Verhalten der Entwickelung: so gilt das ganz insbesondere für die Vorniere. Ein Organ, das bei den meisten, und zwar gerade bei der überwiegenden Mehrzahl der niederen Vertebraten in mehr oder minder hoher Ausbildung auftritt, das ferner (in allerdings sehr mannigfacher Gestalt) bei den verschiedensten Würmern zur Beobachtung kommt (s. u.), kann keine besondere Modification in Folge einer cenogenetischen Retardation sein, sondern muss als eine wichtige palingenetische Bildung aufgefasst werden; ganz abgesehen davon, dass die phylogenetische Existenz eines ausführenden Vornierenganges ohne drüsiges Organ, dessen Secret ausgeführt wird, a priori recht unwahrscheinlich ist.

Aber zugleich die Art der Entstehung des Vornierensystems gibt einen weiteren Beweis. Oben wurde gezeigt, dass das Vornierensystem da, wo es zu hoher Ausbildung gelangt, also bei den

meisten Anamnia durch Abschnürung von der Bauchhöhle unter Erhaltung ursprünglicher Communicationen sich ausbildet, während es da, wo es nur einen Vornierengang entwickelt, sich als solider Strang ohne directe Beziehungen zur Bauchhöhle anlegt. Vergleicht man diese beiden Modi der Entstehung, so dürfte wohl kein Zweifel bestehen, dass der erste die primitiven Verhältnisse weit reiner wiedergibt als der zweite, d. h. mit andern Worten, dass die Ontogenie im ersteren Falle eine weit weniger verkürzte und gefälschte Recapitulation der Phylogenie ist. Durch die von mir bei Bildung der Urniere von Salamandra maculata gemachte Beobachtung der ungleichen Entstehung der vorderen und hinteren Urnierencanälchen (vorn Abschnürung vom Parietalepithel und hinten retroperitoneale Differenzirung in loco) dürfte die Richtigkeit dieser Ansicht förmlich ad oculos demonstrirt sein.

Danach finde ich bei den unter A. angeführten Vertebraten die Entstehung des Vornierensystems relativ am wenigsten cenogenetisch verändert. Je unmittelbarer die Abstammung desselben von der Peritonealhöhle stattfindet, je weniger seine Entwickelung und Ausbildung durch das Eintreten späterer Nierenbildungen beeinflusst und beeinträchtigt wird, um so näher kommt die ontogenetische Wiedergabe der phylogenetischen Originalentwickelung[1]. — Bei B. (Selachier) zeigt sich bereits eine beträchtliche Verkürzung der Entwickelung[2]. Hier tritt die Urniere weit früher auf als bei A. Der Vornierengang lässt in seiner Entstehung die ersten (phylogenetischen) Stadien der Ausbuchtung der Bauchhöhle und der Abschnürung von derselben nicht mehr erkennen, sondern bringt gleich die späteren, durch sein

---

[1] Damit ist nicht behauptet, dass das Vornierensystem sämmtlicher Vertebraten phylogenetisch denselben Entwickelungsgang durchgemacht hat, wie z. B. das der meisten Teleostier und Chondrostier, und dass die bei den Einen erhaltene hohe Ausbildung desselben bei den Anderen nur in der ontogenetischen Recapitulation verloren gegangen ist. Es wird vielmehr hier, wie an den anderen Organen, schon eine verschiedengradige phylogenetische Differenzirung des Vornierensystems bei den einzelnen Abtheilungen stattgefunden haben, die bei den Einen (Teleostier etc.) unter günstigen Verhältnissen zu einer hohen und bleibenden Ausbildung führte, bei den Anderen (Selachier, Amnioten etc.) mit Erreichung einer niedrigeren Stufe abschloss; — zu dieser primitiven Differenz hat sich secundär die cenogenetische hinzugesellt.

[2] Ich füge hinzu: eine Verkürzung der Entwickelung, soweit die Beobachtung genau ist. Vieles wird gemeinhin als verkürzte Entwickelung aufgefasst, was nicht ausreichend, durch Unterlassung der Untersuchung sämmtlicher eng auf einanderfolgenden Entwickelungsstadien, erkannt ist.

Auftreten als von der Bauchhöhle gesonderte Anlage, zur Ansicht. Eine Vorniere kommt nicht zur Ausbildung[1]; indessen möchte ich nicht unterlassen, auf die von Balfour beschriebene knopfförmige Anschwellung des vorderen Endes des Vornierenganges aufmerksam zu machen; möglich, dass hierin bei einzelnen Selachiern nach eingehender Untersuchung abortive Elemente einer Vorniere sich finden lassen. Die durch Durchbruch in die Bauchhöhle erfolgende Communication des vorderen Endes ist eine secundäre Bildung und nicht mit den primitiven Peritonealöffnungen der Vorniere zu vergleichen; dagegen hat sie in der Art ihrer Entstehung grosse Aehnlichkeit mit der von mir bei Salamandra beobachteten Einmündung des Müller'schen Ganges in die Bauchhöhle. Da nun dieses vordere Ende des Vornierenganges (resp. primären Urnierenganges) der Selachier sammt abdominalem Ostium bei der später erfolgenden Spaltung des primären Urnierenganges in den Bereich des Müller'schen Ganges gezogen wird, so dürfte die Aufstellung einer Homologie dieser beiden Oeffnungen nicht unberechtigt sein. — Bei C. (Amnioten) ist die Verkürzung der phylogenetischen Entwickelung des Excretionssystems noch weiter gediehen. Die Urniere tritt hier noch früher auf: der Vornierengang entsteht getrennt von der Bauchhöhle als solider Strang[2], der sich erst später in einen Canal umwandelt. Zugleich wird die Sonderung des primären Urnierenganges in secundären Urnierengang und Müller'schen Gang ontogenetisch nicht mehr zur Ansicht gebracht; der Vornierengang enthält nur noch Elemente des secundären Urnierenganges in sich und tritt deshalb auch durch Durchbruch nicht mehr zur Bauchhöhle in Beziehung.

Eine ganz andere Ansicht als Semper vertritt Balfour (Urogenital Organs etc. pag. 25). Er erkennt die fundamentale Bedeutung des Vornierenganges (Segmental duct) an, deutet ihn aber als ein vorderstes, besonders differenzirtes Urnierencanälchen (Segmental

[1] Denkbar ist auch, dass bei Selachiern und den der Vorniere ermangelnden noch nicht auf ihre Entwickelung untersuchten Teleostiern, auch phylogenetisch keine Vorniere, sondern nur ein Vornierengang angelegt wird. Dies ist aber sehr unwahrscheinlich, einerseits, weil damit eine polyphyletische Entstehung des Excretionssystems ausgesprochen wäre, die in keiner Weise durch die sonstige Entwickelung der Vertebraten gestützt wird, andererseits, weil wie pag. 92 betont die phylogenetische Existenz eines Ausführungsganges (Vornierengang) ohne secernirenden Apparat (Vorniere) schwer verständlich ist.

[2] Bemerkenswerth ist seine Differenzirung als Wucherung der dorsalen Lamelle der Mittelplatten (pag. 65), ein Verhalten, das seine Entstehung mit der bei den Anamnien vermittelt.

tube". Diese Deutung sucht er zu stützen einerseits durch die Art der Entstehung, die hier wie dort durch Einstülpung des Peritonealepithels erfolge, andererseits durch das Verhalten der Vorniere „Glandular portion" bei vielen Wirbelthieren, das sehr an die Urnierencanälchen erinnere. So sehr ich nun mit Balfour's Auffassung der Bedeutung des Vornierensystems einverstanden bin, so kann ich mich doch nicht für die von ihm behauptete Homologie mit einem Urnierencanälchen erklären, selbst wenn ich die recht grosse Differenz in den morphologischen Verhältnissen der ausgebildeten Vorniere und eines Urnierencanälchens ganz ausser Acht lasse. Balfour verwerthet die Entstehung für seine Ansicht; aber gerade diese beweist mir das Gegentheil. Bei Vornierengang sowohl wie bei einem Urnierencanälchen erfolgt sie allerdings durch (solide oder hohle) Ausstülpung des parietalen Peritoneums, — bei dem ersteren jedoch ursprünglich in Gestalt einer langen durch die ganze Leibeshöhle erstreckten Rinne[1], bei dem letzteren in Gestalt eines in seiner Ausdehnung sehr beschränkten kurzen Trichters oder Sprosses; nachdem der Vornierengang sich (abgesehen von seinen vorderen Communicationen) in seiner ganzen Länge von der Bauchhöhle abgeschnürt hat, beginnt erst die Entwickelung der Urnierencanälchen und zwar meist in metamerer Anordnung und in rascher Folge längs des Vornierenganges. Darin liegt ein unüberwindlicher Unterschied, der die von Balfour betonte Homologie bei den Wirbelthieren von vorn herein ausschliesst[2]. Ich erblicke also nach wie vor in der Vorniere und dem Vornierengange ein primitives Nierensystem, das von dem der Urniere und Niere in bemerkenswerther Weise abweicht.

Dass das Vornierensystem von principieller phylogenetischer Bedeutung ist, beweist seine auch bei den Wirbellosen constatirbare Existenz. Bekanntlich hat Gegenbaur[3] schon 1870 in Beurtheilung der von M. Schultze[4] beobachteten wimpernden rinnenartigen Organe in der Vornierengegend junger Petromy-

---

[1] Bezüglich der Erklärung der bei den Selachiern stattfindenden Entstehungsweise vergl. pag. 93 u. 94 und pag. 50 Anm. 1.

[2] Ich betone ausdrücklich »bei den Wirbelthieren«, da bei den Wirbellosen (Würmern etc.) möglicher Weise die metamer angeordneten Excretionsorgane von den ungegliederten Formen ableitbar sind. Da aber für diese Möglichkeit niemals ein Beweis erbracht worden ist, so dürfte, selbst mit Berufung auf die Wirbellosen, die Balfour'sche Hypothese mindestens verfrüht sein.

[3] Gegenbaur, C., Grundzüge etc. 1870. pag. 864 u. 865.

[4] Schultze, M., Entwickelungsgeschichte des Petromyzon Planeri etc. pag. 30.

zonten auf die bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Schleifencanälen der Würmer hingewiesen. Durch die seitdem genauer erkannte Entwickelung der Excretionsorgane der Vertebraten und namentlich des Vornierensystems derselben hat dieser Hinweis eine vollkommene Bestätigung erfahren. Bei mehreren Abtheilungen der Würmer (aber nicht bei den Annulaten) — und seine Spuren sind auch bei anderen Wirbellosen zu verfolgen — findet sich ein ungegliedertes Excretionssystem, das im Einzelnen die mannigfachste Anordnung darbietet, das aber in der Hauptsache aus zwei (paarigen) Gängen besteht, die einerseits durch mehr oder minder zahlreiche Peritonealcommunicationen (Wimpertrichter) mit der Bauchhöhle communiciren, andererseits mit ihren hinteren Enden in das Ende des Darms resp. die Kloake einmünden. Damit ist zugleich die Definition des Vornierensystems der Vertebraten gegeben. Eine Differenz beruht auf dem Mangel von Glomerulusbildungen bei den Wirbellosen. Bedenkt man aber, dass dieselben bei den verschiedenen Anamnia in mannigfacher Anordnung existiren, ja dass bei Myxine typische Vornierenglomeruli gar nicht bekannt sind, so liegt es nahe, hierin eine noch nicht fixirte secundäre Differenzirung von neu zum Vornierensystem hinzutretenden Gebilden zu erblicken, — also ein Verhalten, das die primitive Homologie nicht alteriren kann.

Also hier wie dort ein zu der Leibeshöhle die innigsten Beziehungen einnehmendes ungegliedertes paariges Excretionssystem[1].

Amphioxus scheint dasselbe zu fehlen; wenigstens haben die bisherigen Untersuchungen am erwachsenen Thiere kein Organ constatiren können, das unzweifelhaft als Excretionsorgan anzusprechen wäre[2]. Ob es hier von Anfang an nur abortiv angelegt wird und frühzeitig verkümmert, oder ob es gar nicht zur Entwickelung gelangt und ob die Bauchhöhle hier die excretorischen Functionen übernimmt, kann erst die Entwickelungsgeschichte dieses Thieres lehren, die bekanntlich noch sehr ungenügend erkannt ist. Jetzt schon in dieser Hinsicht eine bestimmte Aussage zu thun oder gar den Am-

---

[1] Vergl. auch: Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1878. pag. 628.

[2] Vergl. Semper, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen etc. pag. 42 f. und Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morpholog. Jahrb. Band 2. Leipzig 1876 pag. 87 f., womit meiner Ansicht nach alle früheren gegentheiligen Behauptungen über die Existenz von Nierenbildungen bei Amphioxus erledigt sind.

phioxus hauptsächlich darauf hin von den Wirbelthieren abzutrennen, wie SEMPER[1] thut, ist zum mindesten verfrüht: durch die neueren Untersuchungen, namentlich die von ROLPH[2], ist in hinreichender Weise festgestellt, dass die Modificationen der sonstigen Ausbildung des Amphioxus nicht different genug sind, um dieses Thier aus dem Typus der Wirbelthiere Chordaten auszuschliessen.

## II. Urnierensystem. Urniere, primärer Urnierengang, Bildung des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges.

Meinen früheren Ausführungen habe ich hier nur Folgendes hinzufügen.

### 1. Urniere und primärer Urnierengang.

In der Entwickelung der Urniere lassen sich verschiedene Phasen unterscheiden: *A.* die Bildung der einfachen primären Urnierencanälchen, *B.* die Entwickelung der zusammengesetzten Urnierencanälchen, *C.* die besondere Differenzirung des vorderen Abschnittes der Urniere als Genitaltheil und *D.* die Sonderung des hinteren rein excretorischen Abschnittes durch Ausbildung von Harnleitern. Die Phase *A* geht stets der Phase *B* zeitlich voran, während die Phasen *C* und *D* nicht regelmässig auf einander folgen.

**A.** Wie bekannt, bildet sich die Urniere bei den auf ihre Entwickelung genauer untersuchten Vertebraten durch Differenzirung einer mehr oder minder reichen Anzahl von getrennten Anlagen, die in metamerer meiste Vertebraten oder unregelmässiger Anordnung (Salamandra, wahrscheinlich auch andere Urodelen) aus dem parietalen Peritoneum medial von dem Vornierengange als in der Regel solide Stränge hervorwuchern: die ebenfalls beobachtete selbstständige retroperitoneale Differenzirung (hintere Anlagen bei Salamandra lässt sich als verkürzte peritoneale Sprossung und Abschnürung erklären.

Diese primären Urnierenstränge bleiben im Zusammenhange mit dem Peritoneum und höhlen sich zu mit der Bauchhöhle communicirenden Canälen aus (Selachier, Acipenser) oder sie schnüren sich von ihm ab und gehen getrennt von ihm eine weitere Entwickelung

---

[1] SEMPER, C., Die Stammesverwandtschaft etc. Ein Aufbau im modernen Stile pag. 35 f.

[2] ROLPH, W., a. a. O. pag. 87 f.

zu Urnierenbläschen und Urnierencanälchen ein (Petromyzon, Alburnus, Amphibien, Amnioten)[1].

In beiden Fällen verbinden sich diese primären einfachen Urnierencanälchen mit dem Vornierengange, der hierdurch zum primären Urnierengange wird.

Weiterhin gehen die Urnierencanälchen durch Ausbildung von Malpighi'schen Körperchen (incl. Bowman'schen Kapseln) eine höhere Differenzirung ein; dazu kann sich (wahrscheinlich bei allen Amphibien, genau indessen nur bei Salamandra untersucht) die Bildung von secundären Peritonealcanälen durch Durchbruch in die Bauchhöhle gesellen, die wohl zu unterscheiden sind von den bei den Selachiern erhaltenen primären Peritonealcanälen[2].

Die übrigen Abschnitte der Urnierencanälchen verbleiben auf niederer Stufe (Myxinoiden) oder sie gehen durch Verlängerung und ungleichmässige Differenzirung ihrer einzelnen Theile eine höhere Entwickelung ein (meiste übrigen Vertebraten).

**B.** Zu der weiteren Entwickelung der primären Urnierencanälchen gesellt sich die Neubildung von secundären, tertiären etc. Anlagen.

Diese erfolgt entweder durch Sprossung aus den primären Urnierencanälchen (Plagiostomen nach Semper) oder sie geht, in derselben Weise wie die der primären Urnierencanälchen, medial resp. medial-dorsal neben ihnen durch Sprossung vom Bauchfell (oder durch retroperitoneale selbstständige, aber auf eine Sprossung zurückführbare Entstehung) vor sich (Amphibien, Vögel); im letzteren Falle verbinden sich die neuen Canälchen secundär mit den lateralen Abschnitten der primären resp. der vorher gebildeten Anlagen[3]. Auch hier entwickeln sich neue secundäre Peritonealcanäle, deren Differenzirung übrigens noch nicht näher aufgeklärt ist (Amphibien).

Hierdurch kommt es zur Ausbildung von zusammengesetzten Urnierencanälchen; die Endstücke der primären, welche

---

[1] Die Aufzählung der Thierabtheilungen ist unvollständig, was sich aus der Mangelhaftigkeit der bisherigen Beobachtungen erklärt.

[2] Dass diese Peritonealcanäle der Amphibien nicht ohne Weiteres mit denen der Selachier homologisirt werden dürfen, lehrt auch die Verbindung mit dem Hodennetz, an dessen Bildung die Peritonealcanäle der ersteren unbetheiligt bleiben. Eine Begründung dieser secundären Beziehungen ist z. Z. nicht zu geben, und dürfte unsere mangelhafte Erkenntniss dieser Verhältnisse sich zunächst mit dem, freilich wenig sagenden, Begriffe Rückschlag begnügen.

[3] Dieser Unterschied ist sehr bemerkenswerth und fordert zu neuen Untersuchungen auf.

nun die Secrete der zusammengesetzten Canälchen in den Urnierengang leiten, repräsentiren Sammelröhren.

Die Ausbildung von zusammengesetzten Canälchen unterbleibt (Cyclostomen) oder sie findet, aber in der Regel nicht an allen Theilen der Urniere statt (Selachier, Amphibien, Amnioten); gewöhnlich sind es die vordersten Canälchen, die einfach bleiben, während die des hinteren Urnierenabschnittes in der Regel zusammengesetzte werden. Hier lassen sich meistens die mannigfachsten Verhältnisse beobachten: den Urodelen kommt eine scharfe Sonderung der auf die einfachen und der auf die zusammengesetzten Canäle beschränkten Abschnitte zu.

**C.** In dieser Ausbildungsstufe kann die Urniere verbleiben (Cyclostomen, Ganoiden, Dipnoi, meiste Teleostier, Laemargus). Sie kann sich aber auch noch weiter differenziren durch Entwickelung einer Verbindung mit den (männlichen) Genitalien (vielleicht einzelne Teleostier?, meiste Selachier, Amphibien, Amnioten), womit gewöhnlich eine verschiedengradige Rückbildung der secernirenden Abschnitte derselben Hand in Hand geht. Diese Differenzirung ist in der Regel (abgesehen von vielen Anuren) auf den vorderen Abschnitt beschränkt, der dadurch als Genitaltheil sich hervorhebt.

**D.** Auch der hintere, lediglich als Harnorgan functionirende, Abschnitt kann sich sondern durch Abspaltung von besonderen Harnleitern vom Urnierengange, welche ausschliesslich sein Secret befördern. Diese Abspaltung unterbleibt (Cyclostomen, meiste Teleostier, Ganoiden, Dipnoi, Coecilien, weibliche und einzelne männliche Urodelen, meiste Anuren, Amnioten) oder sie findet in verschiedener Entwickelung statt (einzelne Teleostier, Selachier, meiste männliche Urodelen, Alytes?).

Welche Urnierenbildung ist die niedrigste, welche die höchste? — Diese Frage ist nicht leicht zu entscheiden, da die höheren oder niedrigeren Stufen der Entwickelung der einzelnen Phasen nur bei den wenigsten Urnierenbildungen der verschiedenen Vertebraten coincidiren. Bei den Einen z. B. erreicht die Phase *A* eine hohe Stufe, während die übrigen zurückbleiben, bei den Anderen wieder ist es Phase *B* oder *C* oder *D*, die eine hohe Entwickelung zeigt, während Phase *A* auf einer niedrigeren Stufe persistirt. Es kommt hier dasselbe zur Beobachtung, was die Entwickelung anderer Organe auch darbietet, dass mit einer hohen Entwickelung in der einen Richtung und oft vielleicht gerade wegen dieser hohen einseitigen Ausbildung eine geringere Differenzirung in der anderen sich verbindet. Indessen gelingt es doch bei den meisten die geringere oder

grössere Ausbildung zu erkennen. Semper hat bekanntlich die Theorie aufgestellt, dass die Plagiostomen auch bezüglich ihrer Nierenbildungen einen ursprünglicheren Typus repräsentiren, als irgend eine andere Thiergruppe[1]. Damit steht freilich die hier gegebene Zusammenstellung der Phasen *A* bis *D* in schroffem Widerspruche. Hinsichtlich der Phase *A* theilen die Plagiostomen mit Acipenser allerdings die primitive Stufe der längeren Persistenz der primären Peritonealcanäle, bezüglich der Phasen *B*, *C* und *D* hingegen ergibt sich gerade hier eine ausnehmend hohe Differenzirung, die selbst von der der Höchstentwickelten unter den Amphibien nicht oder nur wenig übertroffen, von der der Cyclostomen, Teleostier, Ganoiden und Dipnoi aber lange noch nicht erreicht wird. Die Summation dieser höheren Phasen *B*, *C* und *D* ist für die Bestimmung der Entwickelungshöhe entscheidend; die Existenz der primären Peritonealcanäle (die später übrigens auch bei Vielen sich schliessen) kann nur modificiren. Ich erblicke danach in der Urniere der Plagiostomen eine sehr hoch differenzirte, allerdings mit theilweiser Erhaltung einer primitiven Eigenschaft einhergehende Bildung. Am niedrigsten stelle ich unter den bekannten Urnierenbildungen die der Myxinoiden, da diese auch bei Erwachsenen innerhalb der Phase *A* persistirt. Eine höhere Stufe nimmt die Urniere vieler Teleostier ein, da hier die Entwickelung mit Durchlaufung der Phasen *A* und *B* abschliesst. Noch höher ist die Stufe bei denen, welche in ihrer Entwickelung auch die Phasen *C* oder *D* passiren, also bei den Selachiern (abgesehen von Laemargus), Amphibien und Amnioten: und unter diesen wird die höchste Stufe von denen erreicht sein, welche in ihrer Ontogenie alle vier Phasen durchlaufen haben, also bei den Selachiern und den meisten männlichen Urodelen. Bei den Amnioten kommt die Urniere nicht zu dieser höchsten Entwickelungsstufe, weil vorher das Nierensystem mit seiner Entstehung eingreift.

In der Regel legen sich die Urnierencanälchen in metamerer Reihe an: erst mit der weiteren Ausbildung wird dieses regelmässige Verhalten bei den meisten Abtheilungen aufgegeben. Ganz ab-

[1] Semper a. a. O. pag. 455 u. 457. Damit geht Semper sogar weiter als derjenige Anatom, der zuerst die primitive Stellung der Selachier in der Reihe der Gnathostomen hinsichtlich der Verhältnisse des Skeletsystems, des Nervensystems, des Integumentes etc. begründet hat; denn dieser (vergl. Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872. pag. 19, 20) erkennt gerade hinsichtlich des Urogenitalsystems den Selachiern eine relativ hohe Stufe zu.

weichend hiervon verhält sich die Urniere der Urodelen, speciell der Salamandra, deren Canälchen von Anfang an in ganz unregelmässiger Anordnung, dysmetamer, entstehen.

Diese Abweichung ist von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Beurtheilung einer damit zusammenhängenden Frage. Ich meine die von Semper und Balfour betonte Homologie der Urniere der Vertebraten mit den Segmentalorganen der Anneliden[1]. Es ist namentlich das Verdienst Semper's[2], auf die mannigfache Uebereinstimmung der Segmentalorgane der Anneliden und der Urniere der Vertebraten hingewiesen zu haben. Bevor indessen eine wirkliche Homologie beider Organe angenommen werden darf, sind einige principielle Differenzen zwischen Segmentalorganen und Urniere aufzulösen. Diese sind einmal das dysmetamere Verhalten der Urodelenurniere, dann die ganz verschiedene Art der Ausmündung von Segmentalorganen und Urniere.

Das dysmetamere Verhalten der Urodelenurniere anlangend, wurde von Semper wie von Spengel auseinandergesetzt, dass für dieses abweichende Verhalten jedenfalls noch eine befriedigende Erklärung gefunden werden möge, wahrscheinlich durch die Entwickelungsgeschichte derselben; Spengel[3], seinerseits betonte eine regelmässige Vermehrung der einzelnen Anlagen innerhalb jedes Myokomma's etwa nach Art der Vermehrung der Beinpaare eines chilognathen Myriapoden. Nun hat aber die Ontogenie der Urniere von Salamandra gerade den Beweis geliefert, dass hier die einzelnen Urnierencanälchen nicht nur in einer die Metameren des Körpers weit überschreitenden Anzahl, sondern sogar in einer ganz unregelmässigen Anordnung von Anfang an angelegt werden. Damit wurde selbstverständlich eine bedeutsame Abweichung vom Typus der Segmentalorgane constatirt, zugleich aber auch das Bedenken hervorgerufen, ob in der metameren Anordnung der Urnierencanälchen bei den anderen Wirbelthieren wirklich eine durchgreifende und bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Segmentalorganen der Anneliden zu erkennen sei oder ob es sich hier nicht um eine mehr oder weniger zufällige Aehnlichkeit handele. Nun glaube ich aller-

[1] Diese metameren Segmentalorgane Schleifencanäle sind nicht zu verwechseln mit den ungegliederten Excretionsorganen der Würmer, die ich oben (pag. 96) mit Vorniere und Vornierengang verglichen habe.

[2] Semper, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen etc.

[3] Spengel, J. W., Das Urogenitalsystem der Amphibien etc. pag. 49.

dings auch, dass das metamere Verhalten der Urniere bei den Vertebraten das ursprüngliche ist. Indessen bedarf es hierfür des Beweises: bis dieser nicht zur Genüge erbracht worden, besteht das obige Bedenken zu Recht.

Gewichtiger als dieser Einwand erscheint mir das verschiedene Verhalten der Ausmündung der Segmentalorgane und der Urniere. Bei den Segmentalorganen der Anneliden geschieht dieselbe im Bereiche jedes Segments, bei der Urniere der Vertebraten nur einfach am Ende der Bauchhöhle; bei den ersteren repräsentirt das ausmündende Endstück eine ektodermale Bildung, bei der letzteren ist es der aus dem Mesoderm entstandene primäre Urnierengang, der die Ausmündung besorgt. Semper hat auch an diesen Einwand gedacht, hat ihn aber ohne Weiteres durch den kühnen Satz: »Wenn man bedenkt, dass die Verbindung des Drüsentheils mit dem Ausführungsgang in beiden Fällen (bei Segmentalorganen und bei Urniere) eine secundär durch Verwachsung entstandene ist, so leuchtet ohne Weiteres die Kraftlosigkeit dieses Argumentes ein« beseitigt. Ich für meinen Theil muss gestehen, dass ich die Kraftlosigkeit dieses Einwandes nicht ohne Weiteres erkenne. Im Begriffe eines Segmentalorgans liegt, dass es sich entwickelt durch Verschmelzung eines mesodermalen drüsigen und eines ektodermalen ausführenden Abschnittes; der Begriff der Urniere hingegen besagt, dass sie aus der Vereinigung zweier mesodermalen Abschnitte, einerseits eines primären ausführenden (primärer Urnierengang) andererseits secundärer secretorischer Urnierencanälchen), besteht und erst als einheitliches Organ in die ektodermale Kloake einmündet. Wenn man eine Vergleichung der beiden Organe geben will, so kann das nur geschehen, dass man die Homologie der beiden Abschnitte, des secretorischen und des ausführenden, jedes Organs feststellt. Streicht man aber einen von diesen Abschnitten, so ist sowohl der Begriff der Urniere, wie des Segmentalorgans zerstört. Das hat Semper gethan, indem er von dem Begriffe Segmentalorgan den ektodermalen ausführenden Abschnitt, von dem Begriffe Urniere die Beziehung zu dem primären Urnierengange als unwesentlich ablöste und nichts weiter mit einander verglich, als die, allerdings ähnlich entstehenden, mesodermalen drüsigen Abschnitte beider Organe. Im günstigsten Falle kann danach nur von einer ganz partiellen, incompleten Homologie beider Organe die Rede sein, und selbst hierfür bedarf es noch eines besonderen Nachweises. Semper führt als Beispiel für die

Kraftlosigkeit des oben besprochenen Einwandes das Verhalten des Hodens an, der sich bei den einzelnen Ordnungen der Wirbelthiere mit Ausführungsgängen verbinde, die sich mit einander gar nicht morphologisch vergleichen lassen. Die Herbeiziehung dieser Parallele erscheint mir nicht als ein glücklicher Griff. Es ist allerdings auch meine Ansicht, dass eine gewisse morphologische Differenz dieser mesodermalen (endgültig auf das Peritoneum zurückführbaren) Ausführungsgänge bei den einzelnen Vertebraten besteht: ob aber diese Differenz zu der tiefgehenden zwischen dem mesodermalen primären Urnierengange und den ektodermalen Ausführabschnitten der Segmentalorgane in Parallele gebracht werden darf, muss ich stark bezweifeln. Ferner aber liegt in dem Begriffe des Hodens nichts weiter, als dass er ein vom Peritoneum ableitbares samenbereitendes Organ ist; ob dieses Organ sich secundär noch mit besonderen Ausführungsgängen verbindet oder nicht, und in welcher Weise es sich damit verbindet, ist ganz gleichgültig für diesen Begriff des Hodens. Auch zeigt uns die vergleichende Anatomie deutlich genug, dass solche Hoden ohne besondere Ausführungsgänge, mit denen sie sich secundär verbinden, sehr wohl als functionsfähige Organe bei vielen Thieren Cyclostomen, viele Teleostier etc. bestehen. Total anders ist dies mit dem Begriffe der Urniere und der Segmentalorgane, von denen die ausführenden Abschnitte eben nicht zu trennen sind. Auch ist meines Wissens weder bei Vertebraten eine functionsfähige Urniere ohne Verbindung mit einem primären Urnierengange, noch bei Anneliden ein functionsfähiges Segmentalorgan ohne ektodermalen ausführenden Abschnitt jemals angetroffen worden. Das beweist genugsam, dass ein Segmentalorgan ohne ausführenden Abschnitt und eine Urniere ohne Urnierengang nach unserer jetzigen Kenntniss gar keine im ausgebildeten Zustande vorkommenden Dinge vorstellen. Semper vergleicht nichts weiter, als frühe ontogenetische Stadien von Theilen dieser Organe: ob aber diese lediglich ontogenetische, nur im Werden begriffene Stufen repräsentiren, oder ob die vergleichende Anatomie einstmals das Recht geben wird, aus diesen ontogenetischen Beobachtungen auf ein phylogenetisches, functionirendes Vorkommen Schlüsse zu machen, — das Alles liegt im Schoosse der Zukunft[1]).

---

[1] Balfour's Hypothese Urogenital Organs pag. 25, die Verschiedenheit der Ausführgänge durch successive Vereinigung bei den Vertebraten zu erklären,

Mit dieser Ausführung glaube ich gezeigt zu haben, dass es sich bezüglich des SEMPER-BALFOUR'schen Vergleichs zunächst um nichts weiter als um eine Hypothese handelt. Ich verkenne keineswegs das Verdienstvolle dieses hypothetischen Versuches, — regt er doch eine ganze Reihe kritischer Erörterungen und Untersuchungen an und ist dadurch Anstoss, uns, wenn gleich nicht auf diesem Wege, der Wahrheit näher zu führen: — indessen muss ich Einsprache dagegen erheben, wenn diese Hypothese als wirklicher Beweis für die Homologie der Segmentalorgane der Anneliden und der Urniere der Vertebraten aufgeführt wird[1]. Von einem Beweise und danach von einer wirklichen Theorie kann erst die Rede sein, wenn 1) eine Erklärung des dysmetameren Verhaltens der Urodelenurniere gegeben wird, wenn 2) die principielle Differenz zwischen ausführenden Abschnitten der Segmentalorgane und zwischen Urnierengang in genügender Weise aufgelöst wird[2] und wenn 3) der Nachweis geliefert wird, dass die drüsigen Abschnitte sowohl der Segmentalorgane als der Urniere bei erwachsenen Anneliden und Vertebraten für sich, d. h. ohne Verbindung mit ausführenden Abschnitten, als functionirende Organe vorkommen können[3]. — Ob dieser Nachweis bei den Anneliden zu führen ist, ob es nicht vielleicht eher die, ungegliederte und gegliederte Excretionsorgane besitzenden, Gephyreen sind, welche hierfür Klarheit geben könnten, ob dieser Nachweis je gelingen wird. — oder ob überhaupt die von SEMPER-BALFOUR gegebene Richtung die rechte ist, bleibt abzuwarten.

Bis aber die Entscheidung nicht in dem oder jenem Sinne erfolgt ist, dürfte es sehr zweckmässig sein, die alten guten Bezeichnungen Urniere und Urnierencanälchen beizubehalten und nicht zu Gunsten der modernen Segmentalorgane aufzugeben.

---

ist ein zwar geistreicher Versuch, aber eine Meinung, die durch die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen bei Teleostiern und Amphibien widerlegt wird.

[1] Vergl. SEMPER, Stammesverwandtschaft etc. p. 21 f. und: Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. III. Hamburg 1876. pag. 324.

[2] In der zuletzt citirten Arbeit (pag. 326) scheint übrigens SEMPER bezüglich dieses Punctes nicht mehr so sicher zu sein wie früher: wenigstens erkennt er die Beziehungen der Urniere zum primären Urnierengang als ein noch zu lösendes Problem an.

[3] Dass die vereinzelten abortiven Bildungen von Urnierencanälchen etc. nicht zum Beweise zu verwerthen sind, braucht kaum erwähnt zu werden: hier handelt es sich um unfertige (oder verkümmerte) ontogenetische Stadien, die functionell gar keine Bedeutung haben.

### 2. Primärer Urnierengang: Bildung des Müller'schen Ganges und des secundären Urnierenganges.

Bei den Cyclostomen, Teleostiern und bei Laemargus unter den Selachiern erhält der primäre Urnierengang (resp. Vornierengang zeitlebens sein ursprüngliches Verhalten und bleibt wahrscheinlich ausser jeder Beziehung zu den Genitalorganen.

Bei den anderen kranioten Vertebraten hingegen geht er eine partielle (Ganoiden, männliche Selachier) oder totale (weibliche Selachier, Dipnoi, Amphibien, Amnioten) Sonderung in den Müller-schen Gang und den secundären Urnierengang ein, von denen der erstere zum Ausführungsgang der Genitalproducte (der männlichen und weiblichen bei den Dipnoi, der weiblichen bei Selachiern, Amphibien und Amnioten) wird, während der letztere die Beziehungen des primären Urnierenganges zur Urniere beibehält. Diese Sonderung kann erfolgen durch mehr oder minder gleichwerthige Spaltung des hohlen Canals (Selachier) oder durch solide Abschnürung des Müller'schen Ganges von der Wand des primären Urnierenganges (Salamandra): durch diese letztere Beziehung wird die selbstständige Differenzirung des Müller'schen Ganges bei den Amnioten vermittelt. An der Bildung des abdominalen Ostium's betheiligt sich stets das Peritonealepithel.

## III. Nierensystem. Niere und Ureter.

Oben (p. 81 f.) habe ich behauptet, dass nur bei den Amnioten das System der Niere zur Entwickelung kommt.

Es gilt jetzt diese Behauptung zu begründen, um so mehr, als gerade die neuesten Autoren eine gegentheilige Ansicht vertreten, wonach auch bei Anamnien, speciell den Selachiern und Amphibien, ein Homologon der Amniotenniere zur Ausbildung gelangt[1].

Dieses Homologon ist nach Semper und Balfour gegeben in dem hinteren, durch besondere Harnleiter ausmündenden und als Niere bezeichneten Abschnitte der Plagiostomen- und Urodelen-Urniere.

Zur Begründung dieser Ansicht führt Semper[2] vor Allem die

---

[1] Semper, C., Urogenitalsystem etc. pag. 420 f. — Balfour, Fr., Urogenital Organs etc. pag. 27 und 41.

[2] Semper a. a. O. — Eine frühere Ansicht (Das Urogenitalsystem der höheren Wirbelthiere erklärt durch das der Plagiostomen. Medic. Centralblatt

ähnliche Entstehung der Amnioten- und Plagiostomen-Niere, die Ausmündung beider durch besondere Harnleiter und die mangelnden Beziehungen zu den Genitalorganen an, während er eventuelle Einwände, bezüglich des späteren Auftretens der Amnioten-Niere und bezüglich der Abweichungen im Detail der Entstehung (indirecte Abhängigkeit der Nierencanälchen vom Peritonealepithel, Verbindung derselben mit einem erst aus dem Urnierengange ausgestülpten Ureter), nicht genügend erachtet, um die Homologie beider Bildungen auszuschliessen.

Dazu habe ich in Kürze Folgendes zu bemerken.

1) Die Entstehung der Amnioten-Niere ist noch nicht genügend aufgeklärt. Sicher ist indessen, dass der Ureter der Amniotenniere und die Harnleiter der Anamnienurniere in so verschiedener Weise, sich bilden, dass sie nicht ohne Weiteres homologisirt werden können. Unsicher (wenn schon sehr wahrscheinlich) ist, ob die Nierencanälchen wirklich Abkömmlinge des Peritonealepithels sind wie die Urnierencanälchen. Bis nicht die erstere Differenz gelöst und die letztere Wahrscheinlichkeit als thatsächlich erwiesen worden, ist eine Homologie beider Nierenbildungen problematisch.

2) Die Urniere der Urodelen (Urniere und Niere Semper's und Balfour's) ist der der Anuren homolog: bei dieser können aber auch die mehr hinten liegenden Urnierencanälchen z. Th. directe Verbindungen mit den Hoden eingehen. Wollte man diese mit Nierenabschnitten homologisiren, so würde man damit statuiren, dass die Niere sich gerade wie die Urniere mit den Genitalien verbinden kann.

3) Die Differenz der Zeit des Entstehens erscheint auch mir nicht wesentlich genug, um ohne Weiteres darauf hin eine Homologie beider Bildungen auszuschliessen. Ein principieller Unterschied liegt aber in der Zusammensetzung beider. Der hintere Theil der Amphibienurniere bildet sich im unmittelbaren Anschluss an den vorderen aus primären ventralen Canälchen, mit denen sich erst secundär die secundären etc. dorsalen verbinden. Die Amniotenniere hingegen entsteht erst nach Ausbildung der ventralen Urnierencanälchen aus einer Nierenanlage, die nach Lage und Art der Entstehung höchst wahrscheinlich nur den dorsalen Urnierenanlagen der Am-

---

1874 pag. 918), wonach die Amniotenniere als eine diesen eigenthümliche Bildung in Uebereinstimmung mit meiner Auffassung gedeutet wird, scheint inzwischen wieder verlassen worden zu sein.

phibien vergleichbar ist. Bei einer event. Homologisirung könnten also nur die dorsalen Canälchen in Frage kommen. Da aber diese bei den Amphibien einzeln in die ventralen münden, ihre event. Homologe in der Amniotenniere aber sich in toto mit dem Ureter verbinden, so kann zwischen der Amniotenniere und dem hinteren Abschnitte der Amphibienurniere höchstens eine ganz incomplete Homologie statuirt werden[1]).

Auf Grund dieser kurzen Andeutungen kann ich eine Homologie der Niere der Amnioten mit Theilen der Urniere der Anamnien nicht annehmen. Der Urniere der Anamnien entspricht die Urniere der Amnioten, die zugleich ein einfacheres Verhalten als die höheren Formen der Selachier- und Amphibien-Urniere gewahrt hat.

Indessen erkenne ich manche Uebereinstimmungen zwischen Niere und Urniere an und halte es für sehr wahrscheinlich, dass die Erstere phylogenetisch von einem früheren urnierenartigen Stadium ausgegangen ist. Sie hat sich aber aus diesem in einer so eigenartigen Weise weiter differenzirt, dass sie in ihrer jetzigen Bildung als ein besonderes Harnsystem aufzufassen ist.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen sind sämmtlich Querschnitten entnommen; auf Tafel III wurden einzelne Figuren (Fig. 26 u. 27) aus mehreren Querschnitten combinirt.

Für alle Figuren der Tafeln gültige Bezeichnungen:

*a* Aorta.
*cch* Cuticula chordae.
*ch* Chorda dorsalis.
*chep* Chordaepithel.
*cp* Peritonealhöhle.
*d* Darmanlage.
*g* Genitalien (Fig. 27).
*g'* Erste Genitalanlagen (Fig. 18—26).
*ggl* Gefässe der Glomeruli der Urniere (Fig. 25, 26).
*ggl'* Gefässe des Glomerulus der Vorniere (Fig. 5).
*gl'* Glomerulus der Vorniere (Fig. 2—5).
*hch* Achsenstrang des Darmblatts (GÖTTE).
*id* Einstülpung der dorsalen Wand des Urnierencanälchens.

[1] Noch ungünstiger für Vergleichung sind die Plagiostomen, wo nach SEMPER die secundären Canälchen direct aus den primären hervorsprossen.

*iv* Einst. d. ventralen Wand d. Urnierenbläschens resp. Urnierencanälchens).
*l* Anlage der Lunge.
*ly* Lymphgefässe (Lymphspalten).
*m* Muskelplatte.
*mg* MÜLLER'scher Gang.
*mgp* Abdominales Ostium (Peritonealöffnung des MÜLLER'schen Ganges.
*ms* Mesenterium.
*p'* Erhöhtes Epithel des Bauchhöhlendivertikels um die Vorniere (Fig. 5).
*p''* Erhöhtes Peritonealepithel im Bereiche der hinteren Peritonealöffnung der Vorniere (= *p'*) und des vorderen Endes der Anlage des MÜLLER-schen Ganges (Fig. 6—16).
*pp* Parietales Blatt des Bauchfells.
*pp''* Erhöhtes Peritonealepithel neben der ventralen Ausstülpung des Urnierencanälchens (*up'*) (Fig. 25).
*pv* Viscerales Blatt des Bauchfells.
*sk* Skeletogene Schichte um die Chorda dorsalis.
*u* Primäre (ventrale) Urnierenanlagen. Auf Fig. 17 rechts irrthümlich als *u'*, auf Fig. 26 rechts fälschlich als *ud'* bezeichnet):
Urnierenstränge (Fig. 17, 18).
Urnierenbläschen (Fig. 19, 20).
Urnierencanälchen (Fig. 22—30).
*u'* Abortive Urnierenstränge (Fig. 31).
*ud* Secundäre dorsale Urnierenanlagen:
Urnierenstränge (Fig. 28).
Urnierencanälchen (Fig. 30).
*udd* Tertiäre dorsale Urnierenanlagen (Urnierenstränge) (Fig. 30).
*udgl* Secundäres dorsales MALPIGHI'sches Körperchen (Fig. 30).
*udi* Intermediärer Schenkel des secundären dorsalen Urnierencanälchens (Fig. 29).
*udl* Lateraler Sch. d. s. d. U. (Fig. 29).
*udm* Medialer Sch. d. s. d. U. (Fig. 29).
*udmk* Secundäre dorsale BOWMAN'sche Kapsel (Fig. 30).
*ugl* Anlage des primären MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere (Fig. 27, 30).
*ugle* Epithelbekleidung des primären M. K. der Urniere (Fig. 21—26).
*ui* Intermediärer Schenkel des primären Urnierencanälchens Fig. 21).
*ul* Lateraler Sch. d. pr. U. (Fig. 21).
*(ul+vg* Offene Communication zwischen primärem Urnierencanälchen und Vornierengang (Fig. 23).
*um* Medialer Sch. d. pr. U. (Fig. 21).
*umk* Anlage d. prim. BOWMAN'schen Kapsel d. Urnierencanälchens (Fig. 21 bis 26).
*umkh* Anlage des Halses der pr. B. K. (Fig. 26. 27).
*up* Peritonealcanal der Urniere.
*up'* Ventral gerichtete Ausstülpung des Urnierencanälchens Anlage des Peritonealcanals).
*v* Vorniere, Vornierencanäle.
*vc* Vena cardinalis.
*vci* V. cava inferior.

*vci'* Aeste der V. cava inferior.
*vg* Vornierengang.
*vg'* Vornierengang nach Abschnürung des MÜLLER'schen Ganges. Auf Fig. 11 und 12 fälschlich mit *vg* bezeichnet.
*vj* Vena jugularis externa (Fig. 4).
*vk* Kapsel der Vorniere (Fig. 4).
*vo* Oberer Theil der Vornierenanlagen (Fig. 2).
*vp* Ast der Vena portae (Fig. 23).
$vp_1$ Erste Peritonealcommunication der Vorniere (Fig. 1).
$vp_2$ Zweite Pc. d. V. (Fig. 2, 4, 6, 9)[1]).
$vp'_2$ Zweiter Peritonealcanal der Vorniere vor der Einmündung in die Bauchhöhle (Fig. 6).
$vp_3$ Dritte Pc. d. V. (Fig. 3).
*vra* Vv. renales advehentes.
*vrr* Vv. renales revehentes.
*vu* Unterer Theil der Vornierenanlage (Fig. 2).

## Tafel I.

### Entwickelung der Vorniere und des Müller'schen Ganges.

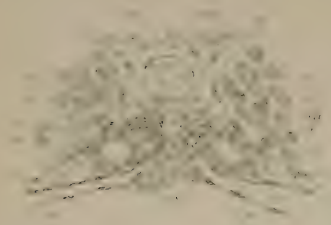
Fig. 1—4. Vorniere von Rana temporaria.
Fig. 1. Querschnitt durch die Vorniere einer 5,0 Mm. langen Larve in der Höhe der ersten Peritonealcommunication. Vergrösserung: 90.
Fig. 2. Querschnitt durch dieselbe Vorniere in der Höhe der zweiten Peritonealcommunication. Vergr.: 90.
Fig. 3. Querschnitt durch dieselbe Vorniere in der Höhe der dritten Peritonealcommunication. Vergr: 90.
Fig. 4. Querschnitt durch die Vorniere einer 12 Mm. langen Larve in der Höhe der zweiten Peritonealcommunication. Verg.: 90.
Fig. 5—16. Vorniere, Vornierengang und MÜLLER'scher Gang von Salamandra maculata.
Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte der Vorniere eines 21 Mm. langen Embryo aus dem September. Vergr.: 150.
Fig. 6. Querschnitt durch das hintere Ende der Vorniere einer 43 Mm. langen Larve aus dem Spätsommer (Exemplar A; 35. Schnitt einer Serie. Rechts ist der Peritonealcanal kurz vor seiner Einmündung in die Bauchhöhle, links die Peritonealcommunication selbst getroffen Vergr.: 90.
Fig. 7. Dasselbe Thier; 37. Schnitt der Serie. Vergr.: 90.
Fig. 8. Dasselbe Thier; 40. Schnitt der Serie. Vergr.: 90.
Fig. 9. Querschnitt durch das hintere Ende der Vorniere einer 48 Mm. langen Larve aus dem Spätsommer (Exemplar D; 8. Schnitt einer Serie. Die Peritonealcommunication ist getroffen. Vergr.: 90. Die Punctlinie von $vp_2$ ist nach oben bis zur Communication zu ergänzen.
Fig. 10. Dasselbe Thier; 10. Schnitt der Serie. Vergr.: 90.
Fig. 11. Dasselbe Thier; 13. Schnitt der Serie. Das abdominale Ostium des MÜLLER'schen Ganges ist getroffen. Vergr.: 90. (Lies *vg'* statt *vg*.)
Fig. 12. Dasselbe Thier; 15. Schnitt der Serie. Der MÜLLER'sche Gang ist getroffen. Vergr.: 90.

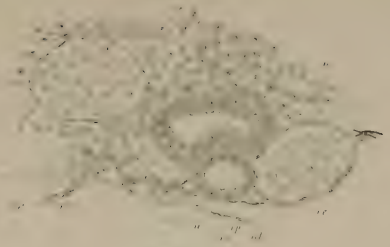
Fig. 13. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges einer 46 Mm. langen Larve aus dem Spätsommer (Exemplar E); 40. Schnitt einer Serie. Vergr.: 150.
Fig. 14. Dasselbe Thier; 47. Schnitt der Serie. Vergr.: 150.
Fig. 15. Dasselbe Thier; 60. Schnitt der Serie. Der M. G. ist kurz vor der Vereinigung mit der Wand des Vornierengangs getroffen. Vergr.: 150.
Fig. 16. Dasselbe Thier; 62. Schnitt der Serie. Der M. G. ist nicht mehr nachweisbar. Vergr: 150.

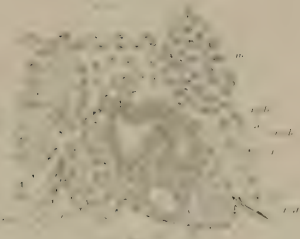
## Tafel II u. III.

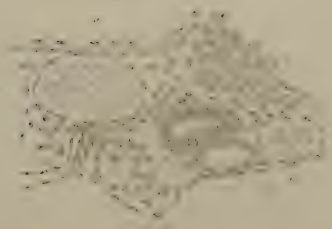
## Entwickelung der Urniere.

Fig. 17. Querschnitt durch den Anfang der ersten Urnierenanlage von Triton alpestris. Vergr. 265. (Auf der rechten Seite lies *u* anstatt *u'*.)
Fig. 18—30. Urnierenanlagen von Salamandra maculata.
Fig. 18. Querschnitt durch einen Urnierenstrang eines 14 Mm. langen Embryo aus der Mitte des Juli. Vergr.: 185.
Fig. 19. Querschnitt durch ein hinteres einfaches Urnierenbläschen eines 16 Mm. langen Embryo aus dem Ende des Juli; 65. Schnitt einer Serie. Vergr.: 185.
Fig. 20. Dasselbe Thier; 40. Schnitt der Serie. Ein mehr entwickeltes Urnierenbläschen ist getroffen. Vergr.: 185.
Fig. 21. Querschnitt durch ein einfaches Urnierencanälchen eines 17 Mm. langen Embryo aus der Mitte des August; 77. Schnitt einer Serie. Vergr.: 185.
Fig. 22. Dasselbe Thier; 63. Schnitt der Serie. Das getroffene Urnierencanälchen communicirt mit dem Vornierengange und zeigt die ersten Anlagen des MALPIGHI'schen Körperchens, der BOWMAN'schen Kapsel und des Peritonealcanals. Vergr.: 185.
Fig. 23. Querschnitt durch das laterale mit dem Vornierengange verbundene Ende des Urnierencanälchens eines 18 Mm. langen Embryo aus der Mitte des August zur Darstellung der Entwickelungsvorgänge, welche der Einmündung des Urnierencanälchens in den Vornierengang vorausgehen. Vergr.: 265.
Fig. 24. Querschnitt durch die peritonealwärts gerichtete Ausstülpung des Urnierencanälchens (Anlage des Peritonealcanals) eines 18 Mm. langen Embryo aus der Mitte des August. Früheres Stadium. Vergr.: 265.
Fig. 25. Dieselbe Stelle bei einem anderen (älteren) Embryo aus der Mitte des August. Entwickelteres Stadium. Vergr.: 265.
Fig. 26. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt der Urniere eines 18 Mm. langen Embryo aus dem Ende des August. Combination aus 5 auf einander folgenden Schnitten zur übersichtlichen Darstellung des MALPIGHI'schen Körperchens, der BOWMAN'schen Kapsel und der Peritonealcommunication. Vergr.: 185. (Anstatt *ud'* links lies *u*.)
Fig. 27. Querschnitt durch den vorderen Theil der Urniere eines 21 Mm. langen weiblichen Embryo aus dem September. Combination aus den Schnitten 178 bis 180 einer Serie zur übersichtlichen Darstellung des M. K., der B. K. und der Peritonealcommunication. Vergr.: 185.
Fig. 28. Dasselbe Thier; Querschnitt durch den hinteren Theil der Urniere









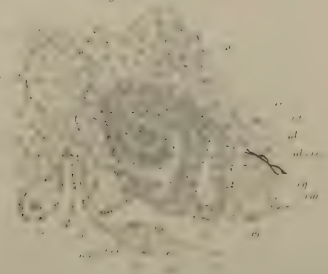


Fig. 26.

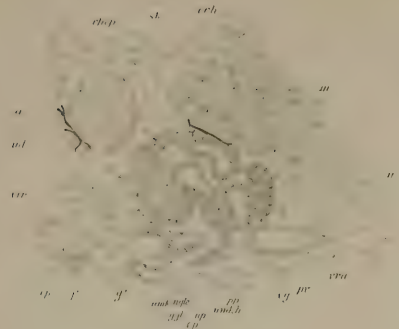


Fig. 28.

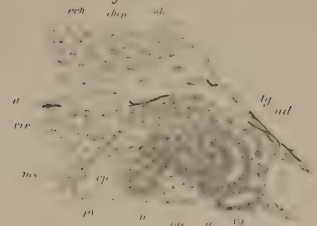


Fig. 29.

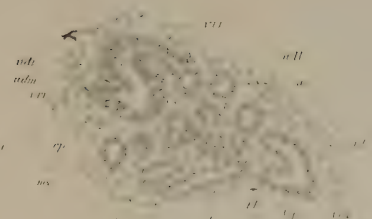


Fig. 31

Fig. 27

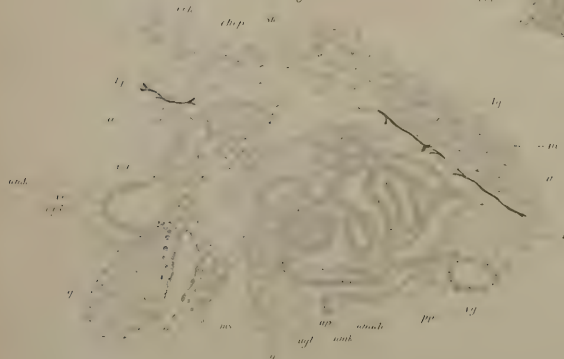
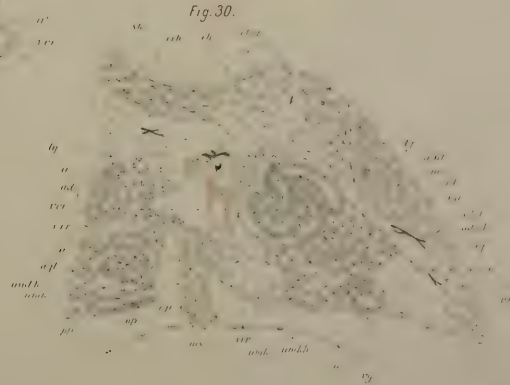


Fig. 30.



(Schnitt 210 der Serie) zur Darstellung der secundären dorsalen Urnierenstränge. Vergr.: 185.

Fig. 29. Querschnitt durch den hinteren Theil der Urniere eines 25 Mm. langen Embryo aus dem Anfang des October zur Darstellung der weiteren Entwickelung der secundären dorsalen Urnierenanlagen zu Canälchen. Vergr.: 185.

Fig. 30. Querschnitt durch den hinteren Theil der Urniere eines 25 Mm. langen Embryo aus dem Ende des October; Combination aus 2 aufeinander folgenden Schnitten zur übersichtlichen Darstellung der ersten Entwickelung der tertiären dorsalen und der weiteren Ausbildung der secundären dorsalen Urnierenanlagen. Vergr.: 150.

Fig. 31. Querschnitt durch einen abortiven Urnierenstrang eines 19 Mm. langen Embryo aus dem September. Vergr.: 185.

## Nachträgliche Bemerkungen.

Während des Druckes dieser Arbeit erhalte ich Braun's Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien (Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. IV. 1877. pag. 115 f.). Leider erlaubt der mir gestattete Raum nicht auf diese genauen und dankenswerthen Untersuchungen ausführlicher einzugehen, und muss ich mich für jetzt auf die Berührung einiger die frühere Mittheilung Braun's ergänzenden Puncte beschränken. Pag. 133 f. werden an den ersten Stadien der sonst soliden Urnierenanlagen von Lacerta agilis kurze hohle Peritonealcommunicationen beschrieben, welchen ephemeren Bildungen übrigens Braun selbst keine grosse Bedeutung beilegt. — Pag. 144. Eine Entstehung secundärer Urnierencanälchen durch Einstülpung des Peritonealepithels wird von Braun ausgeschlossen. Danach bestehen also bei den Reptilien andere Verhältnisse, als ich beim Hühnchen (pag. 68) und bei Salamandra (Amphibienniere pag. 83 f.) fand. — Pag. 179. f. Der Müller'sche Gang der Reptilien entwickelt sich wie Bornhaupt und Gasser beim Hühnchen angeben und wie ich (pag. 71) ebenfalls vertreten habe. Dagegen weicht Braun's Deutung dieser Vorgänge pag. 211 wesentlich von der (pag. 71, 72, 75, 77 und 105) von mir gegebenen ab, die ich gerade mit auf Grund von Braun's Untersuchungen nach wie vor aufrecht erhalte. — Pag. 199 f. wird von Braun die Abstammung der Nierencanälchen vom Peritonealepithel nachgewiesen. Damit ist der Beweis für das erbracht, was ich bisher nur als »sehr wahrscheinlich« bezeichnen konnte. Im Uebrigen werden meine Ausführungen auf pag. 106 und 107 hierdurch nicht alterirt.

Ferner ist es mir eine sehr angenehme Pflicht, auf Grund einer (mir im December 1877 gewordenen) brieflichen Mittheilung Spengel's zu constatiren, dass dieser Autor die Entstehung des Müller'schen Ganges der Urodelen, seine weitere Ausbildung und theilweise Verkümmerung, sowie sein Verhalten bei jungen Männchen ganz unabhängig von mir und etwa gleichzeitig mit mir gerade so gefunden hat, wie ich es in meiner früheren Abhandlung (Entwickelung der Amphibienniere pag. 98 f.) dargestellt habe. Auch bezüglich der Entwickelung der Peritonealcommunicationen (Nephrostomen) und der secundären etc. dorsalen Urnierencanälchen der Urodelen stellt sich Spengel auf meine Seite.

# Anatomie von Isis Neapolitana nov. Sp.

Von

**G. v. Koch,**
in Darmstadt.

---

Mit Tafel IV.

Die Familie der Isidinae ist hinsichtlich ihres feineren Baues noch sehr unvollständig bekannt und von keiner einzigen Art sind die Weichtheile genauer untersucht worden. Von fast allen Arten kennt man überhaupt nur das nackte Achsenskelet und dieses oft nur ganz oberflächlich. Deshalb war ich sehr erfreut als ich im Mai 1876 in der Stazione zoologica zu Neapel einen ganzen Busch der von mir Isis Neapolitana genannten Art sah und zur Untersuchung erhielt. Derselbe war ganz frisch und die Polypen eben erst abgestorben, so dass sie sich in absolutem Alkohol sehr gut erhielten. Eine eingehendere Untersuchung des frischen Materials war jedoch unmöglich, da diese Thiere, einmal abgestorben, sehr schnell in Fäulniss übergehen und dann natürlich nichts mehr mit ihnen zu machen ist. Bessere Resultate erhielt ich bei der Bearbeitung des conservirten Materials, welches später durch eine reiche Sendung von Neapel, für die ich Herrn Dr. Dohrn sehr verbunden bin, noch ergänzt wurde. Es gelang mir den Bau dieser Koralle ziemlich genau zu studiren, wenngleich mancherlei Detailverhältnisse wohl erst durch erneute Beobachtungen an lebenden Exemplaren erkannt werden können. Dies wird aber wohl nicht so schwierig sein, da Isis Neapolitana im Golf gar nicht so selten zu sein scheint und es jedenfalls gelingen wird dieselbe im Aquarium zu erhalten. Ich hoffe daher, dass durch meine Beschreibung ein Forscher angeregt werde, die Lücken derselben auszufüllen und womöglich auch die Entwickelungsgeschichte dieser interessanten Koralle zu studiren. —

Die Untersuchung wird wie bei allen Korallen durch die Kalktheile sehr erschwert. Durch Präparation mit Nadeln und Scalpells ist fast gar nichts zu erkennen, da die Kalknadeln, zumal dort, wo sie sehr gehäuft sind, bei jeder Zerrung Zerreissungen hervorbringen. Versucht man aber entkalkte Stücke zu präpariren, so kommt man wegen der Lockerheit der Gewebe zu keinem Resultate. — Besser kommt man vorwärts durch die Fertigung von Schnitten. Letztere wurden von entkalkten Zweigen nach zwei verschiedenen Methoden hergestellt. Erstens wurde das zu schneidende Stück zwischen zwei Platten von Sonnenblumenmark eingepresst, dann mit einem durch Alkohol befeuchteten Messer zerschnitten und darauf tingirt. Diese Schnitte lassen sich sehr dünn darstellen, und quellen in der Tinctionsflüssigkeit sehr schön wieder auf, haben aber den Nachtheil, dass sie sehr leicht auseinanderfallen. Bei der zweiten Methode wurden die nach der Entkalkung gefärbten Stücke mit Eiweisslösung getränkt und dann in die von Calberla[1] angegebene Masse eingebettet. Die Schnitte werden hier für Details nicht so schön, geben aber bessere Uebersichtsbilder und lassen sich leichter in Reihen gewinnen. — Die besten Aufschlüsse über den feineren und gröberen Bau und besonders das Verhältniss des Kalkes zu der organischen Substanz geben aber Schliffe. Diese wurden nach der von mir in meiner Anatomie von Tubipora[2] angegebenen Weise gewonnen, welche ich für ähnliche Arbeiten hier nochmals empfehle. Dieselben machen es möglich die zartesten Structureigenthümlichkeiten in der verkalkten Bindesubstanz nachzuweisen, da man sie, nachdem man das Harz wieder ausgezogen hat, entkalken und färben kann. Am besten werden solche Präparate, wenn man die Säure nur auf die eine Fläche des Schliffes kurze Zeit einwirken lässt, dann vorsichtig abspült und färbt. Der entkalkte Theil kann sich dann nicht contrahiren oder verschieben und die feinsten Züge von verdichteter Bindesubstanz werden durch die Färbung erkennbar und bleiben vollständig in ihrer natürlichen Lage erhalten. — Um die Form der kalkigen Skelettheile, besonders der Nadeln zur Anschauung zu bringen, wurden gut erhaltene Zweige in einer Lösung von Natrium carbonicum gekocht, dann ausgewaschen und getrocknet.

---

[1] Dr. E. Calberla. Eine Einbettungsmasse. Morpholog. Jahrbuch 2. Bd. 3. Heft.

[2] G. v. Koch. Anatomie der Orgelkoralle (Tubipora Hemprichi Ehrbg.). Jena 1874.

— Die chemische Untersuchung der Kalkglieder des Achsenskeletes wurde von meinem Freunde Dr. Schridde in Heidelberg ausgeführt und sage ich diesem hier öffentlich meinen Dank. —

---

**Diagnose von Isis Neapolitana [1].**

Polyparium bis 1 M. hoch, baumförmig verästelt, sitzt mittelst einer unregelmässig gelappten Basalplatte auf Felsen etc., Zweige entspringen aus den hornigen Internodien. Kalkstücke des Achsenskeletes weiss, cylindrisch, am dickeren Stamm circa 8 Mm., an den dünneren Aesten circa 16 Mm. lang, deutlich gerippt. Internodien dunkelbraun, mit der Abnahme der Dicke sich von 2,5 Mm. Länge bis auf 0,3 Mm. verkürzend. Cönenchym dünn, grauweiss, nur in der Basis der Polypen einige Kalkspicula enthaltend. Ernährungsgefässe doppelt so viele als Längsrinnen auf den Kalkgliedern. Polypen auf den Aesten zerstreut, circa 3 Mm. lang, Wand mit kleineren und grösseren Kalknadeln, auch Kalkspicula in der Aussenwand der Tentakeln. Polypen nur sehr wenig contractil. Fundort: Golf von Neapel.

---

Die eben characterisirte Art schliesst sich nach ihrem ganzen Habitus am meisten der von J. P. Wright beschriebenen Keratoisis Grayi [2], welche an der portugiesischen Küste vorkommt, an. Doch

---

[1] Ich behalte hier den älteren und umfassenderen Gattungsnamen Isis bei, da es mir wegen Mangel an Vergleichsmaterial unmöglich ist eine natürliche Anordnung der Familie »Isidina« zu geben und da anderseits die bis jetzt aufgestellten engeren Gattungen viel zu unvollständig gekannt und characterisirt sind, als dass sie wissenschaftlich berechtigt erscheinen könnten.

[2] Annals and Magaz. nat. hist. T. III pag. 23. Perc. Wright: Keratoisis Grayi. — Die Kalkglieder sind röhrenförmig (wenigstens an den jüngeren Zweigen), das Cönenchym und die Polypen sind mit Kalknadeln bewaffnet. Die letzteren erscheinen auf der Abbildung sehr ausgebildet und ragen weit über die Mundöffnung der Polypen hervor. Doch ist dieses jedenfalls dem Umstand zuzuschreiben, dass dem Autor nur getrocknete Exemplare vorlagen. — Zu bedauern ist, dass diese Beschreibung gar keine Angaben über den feineren Bau des Skelets enthält. Dadurch wird eine Vergleichung mit denjenigen Formen, von denen man überhaupt nur das Skelet kennt, unmöglich und es erscheint sehr schwierig ein Urtheil über die wissenschaftliche Berechtigung der Gattung Keratoisis auszusprechen.

unterscheidet sie sich von dieser letzteren sehr leicht dadurch, dass bei ihr die Zweige von den hornigen Internodien abgehen, und dass das Cönenchym nur an den Ursprungsstellen der Polypen einige Kalknadeln enthält. — Möglicherweise steht unsere Species auch mit der, mir leider nicht vorliegenden Isis melitensis Goldf.[1] aus dem Pliocän von Sicilien und Piemont in naher Beziehung. Vielleicht auch bildet sie mit der Isis gracilis Lam.[2] von den Antillen eine eigene Gruppe, wenigstens stimmt sie mit derselben hinsichtlich des Baues der Kalkglieder und der Schlankheit der Zweige überein wie Kölliker's[3] Abbildung und Beschreibung wahrscheinlich macht. Auch der Umstand, dass bei beiden Formen die Zweige aus den hornigen Internodien hervorgehen, würde auf eine nahe Verwandtschaft hindeuten. Eine endgültige Entscheidung darüber wird aber wohl erst dann stattfinden können, wenn man auch von dieser Species die Weichtheile kennt. Würden diese bei beiden Arten übereinstimmen, dann bliebe als Unterschied nur übrig, dass die Kalkglieder von Isis Neapolitana längs gerippt, die von Isis gracilis aber glatt sind.

## Beschreibung.

Die von mir gesehenen Exemplare von Isis Neapolitana bildeten vielfach verzweigte, aber wegen der Dünnheit und Länge der Aeste und Zweige doch nicht sehr dichte Büsche von 20—100 Cm. Höhe.

---

[1] Kölliker Icones histiologicae. Leipzig 1865. Bd. II Heft 1, hat diese Form untersucht. Nach seinen Angaben stimmt die Structur der Kalkglieder derselben fast ganz mit der bei Isis gracilis beobachteten überein und insofern auch mit der des Achsenskeletes von Isis Neapolitana. Ob die Zweige aus den hornigen Internodien oder aus den Kalkgliedern hervorwachsen, ist leider nicht erwähnt. Doch ist das Letztere wahrscheinlicher, da diese Species von Milne Edwards zu Isis gerechnet wird. Die Abbildung von Goldfuss in »Petrefacta Germanica« ist mir nicht zur Hand.

[2] Milne Edwards (Histoire naturelle des Corailliaires führt diese Art als Mopsea gracilis auf, weil die Aeste von den Horngliedern abgehen. Aus demselben Grunde rechnet sie Ehrenberg zu Mopsea (Ueber die Korallen im Allgemeinen und besonders die des rothen Meeres. Abhandlungen der Berliner Akademie 1853. — Kölliker dagegen Ic. hist., weist nach, dass sie wegen der abweichenden Structur des Skelets durchaus nicht zu dieser Gattung gebracht werden kann.

[3] Kölliker's Abbildung Icon. histiol. Tafel 15 Fig. 3 stellt einen Schliff durch ein sehr dickes Kalkglied dar, welcher allerdings weniger mit meinen Schliffen von Isis Neapolitana übereinstimmt, als die Beschreibung es

Dieselben sassen mittelst einer Kalkplatte (Rhizom) die unregelmässig verzweigt erscheint und an ihrer Oberseite, welche gerippt ist, ursprünglich von Cönenchym überzogen war, auf Felsen fest. Im Mittelpunct des Rhizoms erhebt sich der, bei den grösseren Büschen circa 4 Mm. dicke Stamm, welcher von einer gewissen Höhe an sich mehr oder weniger, häufig scheinbar dichotomisch verästelt und an den Aesten und Zweigen die weissgrau gefärbten Polypen trägt. Bei jungen Büschen ist das ganze Achsenskelet, sowie auch die Fussplatte mit Cönenchym und Polypen bedeckt, bei den älteren Exemplaren dagegen erscheint sowohl der Stamm als auch die grösseren Aeste von demselben entblösst und es bleibt von ihnen nur das nackte Skelet übrig. Das letztere ist aus rein weissen Kalkcylindern (Kalkgliedern, nodien) zusammengesetzt, welche durch braunschwarz gefärbte hornige Zwischenglieder (Internodien) mit einander verbunden sind. Die Kalkglieder nehmen vom Stamm nach den Zweigen zu sehr schnell an Länge zu und an Dicke ab, während anderseits die Zwischenglieder sich mit dem dünner werden der Zweige immer mehr verkürzen. Die Polypen, welche ganz frei über das Cönenchym herausragen, sind in der Regel ziemlich gleichmässig über die Aeste und Zweige vertheilt, ohne dass man jedoch von einer gesetzmässigen Anordnung derselben sprechen könnte. Gewöhnlich zweigen sie sich fast rechtwinklig zu der Achse ab, biegen sich aber dann nach oben und kommen so annähernd parallel zu derselben zu stehen. Nie befinden sich Polypen an der Endspitze eines Zweiges, sie stehen immer seitlich von derselben, auch wenn diese noch so wenig hervortritt.

## Bau des Achsenskeletes.

Das Achsenskelet besteht aus (wahrscheinlich keine Zellen einschliessender) Bindesubstanz, welche theils verhornt, theils verkalkt ist und deshalb aus hornigen und kalkigen Gliedern zusammengesetzt erscheint. Es wird der Länge nach von einem centralen Canal durchbohrt, welcher einen gleichmässigen Durchmesser von circa 0,07 Mm. besitzt und sich nur in den hornigen Zwischengliedern etwas erweitert. Dieser Canal, welcher wohl der von P. Wright als Höh-

erwarten lässt, doch ist immerhin die Aehnlichkeit noch gross. — Jüngere Zweige scheint Kölliker nicht untersucht zu haben und ist es deshalb ungewiss ob eine Centralhöhle des Achsenskelets bei der I. gracilis vorhanden ist oder nicht.

lung der Kalkglieder bei Keratoisis Grayi beschriebenen, homolog ist, erscheint bei den jüngeren Zweigen von einer structurlosen, in Carmin sich lebhaft roth färbenden Schicht von Bindesubstanz ausgekleidet. Bei älteren Zweigen bemerkt man an seiner Wandung kuglige Kalkconcretionen und bei den noch älteren Aesten ist er von einer hellen fast structurlosen Kalkschicht ausgefüllt, welche gar keine organische Substanz zu enthalten scheint, da sie in Querschnitten sehr leicht und ohne Rückstand zu hinterlassen von verdünnter Salzsäure aufgelöst wird. (S. Erklärung von Fig. 15.)

Die Verästelung geschieht in der Weise, dass die jungen Zweige immer aus den Zwischengliedern hervorsprossen[1], doch tritt dabei die ursprüngliche Achsenhöhle nie in den neugebildeten Zweig ein, sondern dieselbe wird durch eine Reihe von concentrischen Hornringen von demselben getrennt und seine eigene Achsenhöhle entsteht unabhängig von der alten. Eine wahre Dichotomie, wie sie bei anderen Arten von Isis vorkommen soll ist also hier unmöglich. (Man siehe dazu Fig. 6—10.) —

Die Kalkglieder sind nahezu cylindrisch niemals plattgedrückt, an den Enden zu meist etwas anschwellend und dann in eine stumpf kegelförmige Spitze ausgehend. Die Oberfläche ist mit einer verschieden grossen Anzahl von Furchen versehen, welche der Achse parallel laufen, nur am Stamm wird manchmal der Verlauf etwas schraubenförmig. Die Länge der Kalkglieder beträgt 4 bis 18 Mm., die Dicke 0,5 bis 5 Mm. — Der feinere Bau lässt sich am besten an Querschliffen (d. h. senkrecht zur Achse) studiren. Betrachtet man einen solchen Schliff, der von einem dünnen Zweig genommen wurde, so erblickt man eine durchsichtige Kalkscheibe von krystallinischem Aussehen, die im Centrum eine Oeffnung besitzt, den Querschnitt des Centralcanals. Von dem letzteren aus gehen mehrfach gebogene, auch manchmal verzweigte dunkle Linien nach der Peripherie und zwischen diesen erscheinen zarte, meistens radiale Streifungen, welche häufig von den dunklen Linien ausgehen.

---

[1] Es kommt zuweilen vor, dass ein horniges Zwischenglied nachträglich von einer Kalkschicht überwachsen wird (s. Abbildung 27 und deren Erklärung) und dann kann es wohl, wenn auch wohl nur in seltenen Fällen, und dann nur an dickeren Aesten scheinen, als ob die Zweige von Kalkgliedern sich abzweigten. — Ein ähnliches Ueberwachsen der Internodien und zwar in viel höherem Grade habe ich auch bei Isis hippuris? an sehr dicken Aesten beobachtet. Es waren dort 4 und mehr hornige Zwischenglieder hintereinander unter einer Kalkdecke versteckt.

Schliffe von dickeren Zweigen geben annähernd dasselbe Bild, nur ist hier die Centralhöhle von heller Kalkmasse ausgefüllt und die dunklen Linien werden nach der Peripherie zu immer mehr zickzackförmig. In der Regel stehen immer je 2 solche Zickzacklinien einander näher und dadurch erscheint ein solcher Schliff mit blossem Auge oder mit ganz schwacher Vergrösserung betrachtet, aus helleren und dunkleren Segmenten zusammengesetzt. — Der Grund der eben beschriebenen Structur wird sofort klar, wenn man sich, entweder vollständig oder besser nur auf der einen Seite entkalkte Schliffe ansieht, die vorher mit dünner Carminlösung tingirt wurden. Es erscheint dann die ganze Scheibe blassrosa und die vorhin dunklen Zeichnungen sind mehr oder weniger intensiv roth gefärbt. Daraus und aus den Längsschliffen[1], welche bei derselben Behandlung rothe Längsstreifen zeigen, ergiebt sich, dass die Kalkglieder aus ungleichmässig verkalkter, in Form von zarten Bändern verdichteter Bindesubstanz bestehen[2].

Für die chemische Untersuchung der Kalkglieder wurden Spiritusexemplare benutzt, die durch Abreiben mit einem Leinwandlappen vom Cönenchym, und durch abbrechen der Hornglieder von diesen befreit waren. Bei der Analyse stellte sich heraus, dass die organische Substanz in sehr geringer Menge vorhanden ist, denn ihr Gewicht konnte gar nicht bestimmt werden. Auch Kieselsäure, welche Kölliker bei I. gracilis in Form von Spicula nachweisen konnte, kommt nur in Spuren vor. — Nach Procenten ausgerechnet bestehen die Kalkglieder aus

| | |
|---|---|
| $CO_2$ . . . . | 42,36 |
| $CaO$ . . . . | 49,57 |
| $MgO$ . . . . | 7,98 |
| $SiO_2$ . . . . | 0,09 |
| | 100,00 |

Die hornigen Zwischenglieder sind cylindrisch und von beiden Enden her mit kegelförmigen Aushöhlungen versehen, in welche die Enden der Kalkglieder passen. Ihre Länge wächst mit der Dicke

[1] An einigen entkalkten und dann gefärbten Längsschliffen bemerkte ich rundliche, mehr oder weniger regelmässig stehende Oeffnungen. Möglicherweise könnten dies Reste von Zellen sein, doch habe ich solche bei der untersuchten Art überhaupt nur an der Bindesubstanz auffinden können.

[2] Kölliker hat diese Structur, bei seiner Untersuchung von Isis gracilis in ähnlicher Weise gedeutet, konnte jedoch die Bindesubstanz nicht isoliren.

der Zweige und variirt von 0,3 Mm. bis 3 Mm. Sie bestehen aus verhornter, concentrisch geschichteter Zwischensubstanz, welche ohne ganz scharfe Grenze in die verkalkte, nach dem Entkalken sich in Carminlösung roth färbende Bindesubstanz der Kalkglieder übergeht. Die Farbe der hornigen Internodien ist braun in ganz dünnen Schichten hellgelb, in Carmin oder andern Tinctionsmitteln färbt sich nur manchmal die äusserste Schicht. Auf Querschnitten bemerkt man ausser den concentrischen, mehr oder weniger deutlichen Schichtungslinien noch radiale Streifen, welche aus dunklen Puncten zusammengesetzt erscheinen, die man auch oft auf Längsschnitten wahrnimmt. Diese Puncte zeigen bei stärkerer Vergrösserung die Form von Ellipsoiden mit krümligen Inhalt. Es ist möglich, dass dieselben Reste von Zellen sind, doch möchte ich dies kaum annehmen.

## Bau des Cönenchyms.

Das Cönenchym ist zusammengesetzt aus Bindesubstanz, welche von den Ernährungscanälen durchzogen ist und aus dem, die erstere nach aussen abschliessenden Ektoderm. Beide zusammen sind circa 0,08 Mm. dick. Die Bindesubstanz umhüllt das Achsenskelet und ist von diesem durchaus nicht so scharf getrennt als es den Anschein hat. Dieses kann man nachweisen an Schnitten durch entkalkte Aeste, indem dort immer die Bindesubstanz des Cönenchyms auf den Innenrand zarte Fetzen anhängen hat, welche Reste der Bindesubstanz der Kalkglieder darstellen (s. Fig. 28). Auch kommt die Verdickung des Achenskelets dadurch zu Stande, dass die innern Schichten des Cönenchyms nach und nach verkalken oder verhornen. — Die Bindesubstanz ist hyalin, und wird von Carmin lebhaft gefärbt, doch ist die Färbung meist am Aussenrand streifig, was auf eine unregelmässig lamellöse Structur hindeutet. Zellen konnte ich nicht in derselben nachweisen.

Die Ernährungscanäle verlaufen parallel der Achse und sind an den normalen Stellen des Cönenchyms d. h. dort, wo keine Polypen entspringen, sehr regelmässig angeordnet. Sie bilden, auf Querschnitten gesehen, zwei concentrische Kreise. Der innere wird von kleineren Canälen zusammengesetzt, welche in den Furchen des Achsenskelets liegen und eine breite Bindesubstanzschicht von einander getrennt sind. Die grösseren Canäle stehen mit den kleineren in Quincunx und sind so breit, dass sie nur dünne Lamellen zwischen sich lassen (s. Fig. 16 und 28). Beide Arten von Ernährungscanä-

len werden von einer Schicht nahezu kugliger Entodermzellen ausgekleidet, welche sich aber sehr leicht ablösen.

An denjenigen Stellen des Cönenchyms, von welchen sich Polypen abzweigen, werden die Ernährungscanäle durch Verschmelzungen und Theilungen zu einem unregelmässigen Canalnetz, in dem sich verschieden ausgedehnte Lacunen bilden. Die grösste der letzteren ist der Anfang der Darmschicht eines Polypen. — An diesen Abgangsstellen der Polypen finden sich in grösserer oder geringerer Zahl Kalknadeln im Cönenchym, welche denen aus der Wand der Polypen sehr ähnlich sind und in diese übergehen. Sie sind circa 0,2 Mm. lang und 0,015 Mm. dick.

Das Ektoderm besteht aus kurzen Cylinderzellen, welche sich sehr leicht von der Bindesubstanz trennen und deshalb an vielen Stellen der Oberfläche fehlen. Nesselkapseln habe ich nicht beobachtet.

## Bau der Polypen.

Die Polypen entspringen aus dem Cönenchym und ihre Darmhöhle ist aus einem erweiterten Zweig des Systems der Ernährungscanäle hervorgegangen. Sie haben eine weissliche Farbe und besitzen eine ziemlich genau cylindrische Gestalt. Wie bei allen Octokorallen sind am ovalen Ende 8 gefiederte Tentakel vorhanden und in ihrem inneren Bau (Schlund, Septen etc.) stimmen sie hinsichtlich der Hauptsachen mit ihren Verwandten überein.

Die Leibeswand der Polypen besteht wie gewöhnlich aus einer Schicht von Bindesubstanz, welche nach innen von dem Entoderm, nach aussen von dem Ektoderm überkleidet ist. Von Muskeln konnte weder eine Ringfaserschicht noch eine Längsfaserschicht nachgewiesen werden. Die Bindesubstanz erscheint hyalin und vollkommen structurlos, besonders ohne jegliche Andeutung von Bindegewebszellen. Dafür enthält sie aber eine grosse Anzahl verschieden grosser, an ihrer Oberfläche mit kleinen Höckerchen versehener Kalknadeln[1], welche so angeordnet sind, dass die kleineren am aboralen Pol des Polypen, die grösseren am oralen Pol zu liegen kommen. Die aller-

[1] An entkalkten Querschnitten, welche man erst mit Hämatoxylin und dann mit Picrinsäure behandelt hat, erscheint die hyaline Bindesubstanz hellgelb, die Scheiden der Kalknadeln dagegen, sowie die von denselben übriggebliebene organische Substanz tief blau gefärbt.

grössten finden sich zwischen je 2 Tentakeln und durch sie erscheint die äussere Oeffnung, besonders bei getrockneten, oder in starkem Alkohol gelegenen Polypen, mit einem Stachelkranz umgeben. Die Länge der Kalknadeln variirt von 0.18 bis 0,6 Mm., ihre Dicke von 0,01—0.4 Mm. — Das Entoderm besteht aus rundlichen, kernhaltigen Zellen, das Ektoderm ist aus kurzen Cylinderzellen, welche keine Nesselkapseln zu enthalten scheinen, zusammengesetzt.

Der Schlund, welcher sehr weit (fast $^2/_3$ der Polypenlänge) in die Magenhöhle hinabreicht, besitzt nur eine dünne Schicht von Bindesubstanz, in der die Kalknadeln vollständig fehlen. Das Ektoderm besteht hier aus viel längeren Zellen als an der Aussenwand. —

Die Septen erscheinen sehr gleichartig gebildet und sind nur mit gering entwickelten Muskelwülsten versehen, welche aber ganz den Bau besitzen wie die bei andern Octokorallen beobachteten. Der Interseptalraum, welcher von den zwei Septen eingeschlossen wird, die ihre Muskelwülste von einander abkehren, ist dem Zweig, von welchem der Polyp abgeht, zugewendet. — Die sogenannten Mesenterialfilamente sind nur sehr gering entwickelt. Ob sie unter einander Verschiedenheiten zeigen, konnte ich nicht herausfinden. — Die Eier, sowie die Spermasäckchen[1] entstehen am Rand der Septen. Sie sind beide von einer deutlichen Bindesubstanzkapsel umgeben, welche in die Lamelle der Septen übergeht. Bei den Eiern ist die Hülle mit einem Epithel ausgekleidet. Der Kern stellt ein scharf contourirtes Bläschen dar, in dem sich eine grössere Zahl von dunklen Kernkörperchen befindet.

Die gefiederten Tentakel gleichen im Allgemeinen denen der verwandten Formen und auch im Bau von Entoderm und Ektoderm, welche beide continuirlich in die gleichen Schichten der Leibeswand übergehen, zeigen sich keine Abweichungen. Dagegen erscheint die Bindesubstanz und die Muskulatur eigenthümlich angeordnet. Erstere ist an der Aussenwand des Tentakels verhältnissmässig sehr dick und enthält stumpfe Kalknadeln, welche in der Längsrichtung liegen und nach der Mittellinie zu etwas geneigt sind. An der Innenseite dagegen ist sie viel dünner ohne Kalknadeln und nach der

---

[1] Bei den im Mai 1876 gesammelten Exemplaren von Isis Neapolitana erfüllten Eier oder Spermasäckchen die ganze aborale Hälfte der Polypen, so dass diese manchmal ganz aufgetrieben erschienen. Es wurde deshalb sehr schwer die zusammengehörigen Septen und Eier aufzufinden.

Oberfläche zu in Lamellen aufgelöst, zwischen denen dicke Bündel von Längsmuskelfasern Aufnahme finden. Die Fiedern besitzen eine dünnere Schicht von Bindesubstanz, welche aber ebenfalls Kalknadeln enthält, die nur etwas kleiner sind. Die Kalknadeln der Tentakeln haben eine Länge von circa 0,15 eine Dicke von 0,02 Mm., die kleinen Spicula der Fiedern eine Länge von 0,06 und eine Dicke von 0,01 Mm. — Aus dem eben beschriebenen Bau der Tentakel geht hervor, dass dieselben weiter keine Bewegung vollführen können als sich nach innen zu biegen, wobei sie die obere Oeffnung der Polypen bedecken. Verkürzen können sie sich nur in sehr geringem Maasse.

Darmstadt, 6. Januar 1877.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel IV.

Fig. 1. Ende eines Zweiges von einem frisch in Alkohol absolutus getödteten Busch, dreimal vergrössert. Von den Polypen zeigen einige die Tentakel ausgestreckt, bei andern sind sie nach innen zusammengelegt und bei mehreren sind sie so zusammengezogen, dass die grossen Kalknadeln mit ihren Spitzen die Polypen überragen.

Fig. 2. Von demselben Zweig das Achsenskelet, welches durch Kochen mit Natr. carbon. von den Polypen und von der Rindenschicht befreit worden ist. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 3. Die Spitze des Achsenskeletes getrocknet und in ganz dickflüssigen Canadabalsam eingeschlossen, so dass man die mit Luft gefüllte Centralhöhlung deutlich sieht. Vergrösserung 20 fach.

Fig. 4. Das jüngste hornige Internodium von demselben Zweig. Vergrösserung dieselbe.

Fig. 5. Das zweite Internodium in gleicher Vergrösserung.

Fig. 6. Längsschliff einer Verzweigungsstelle ziemlich parallel der Achsen, nach dem Schleifen entharzt, mit ganz schwacher Salzsäure entkalkt und dann mit Carminlösung gefärbt. Man sieht wie der jüngere Zweig aus dem hornigen Zwischenglied entspringt und wie seine Centralhöhle mit der des älteren Zweiges in keiner Communication steht. Ausserdem zeigt diese Figur die zarte Bindesubstanz in den Kalkgliedern und am unteren Ende die geöffnete Centralhöhle. Vergrösserung 30 fach.

Fig. 7—10. Querschnitte durch eine Verzweigungsstelle in verschiedener Höhe (entkalkt). Fig. 7. Unterster Schnitt. Die Centralhöhle erscheint in

der Form eines Spalts, dessen Ränder durch Carmin roth gefärbt werden, während die übrige Hornsubstanz gelb bleibt. — Fig. 8. Schnitt etwas weiter oben. Der Spalt hat sich ziemlich ausgedehnt und man sieht an den zarten Fetzen von roth gefärbter Bindesubstanz, welche in ihm liegen, dass er zum Theil schon mit Kalk ausgekleidet war. — Fig. 9. Noch höherer Schnitt, der junge Zweig beginnt sich sehr deutlich abzuschnüren. — Fig. 10. Schnitt nahe der Theilungsstelle. An den Aussenseiten der Zweige sind die hornigen Zwischenstücke schon zu Ende. Vergrösserung 40fach.

Bemerkung: An allen 4 Schnitten ist Ektoderm und Cölenchym verloren gegangen, auch von der Bindesubstanz der Kalkglieder sind nur noch Fetzen erhalten und die Wand der Centralhöhlung ist vollständig abgerissen.

Fig. 11. Kleines Stück eines Längsschliffes durch die Verbindungsstelle eines hornigen Internodium mit einem Kalkglied. Derselbe ist entkalkt und tingirt und sieht man an ihm deutlich den Uebergang der Zwischensubstanz in die Hornsubstanz. Vergr. 40fach.

Fig. 12. Ein Stückchen von dem vorigen Präparat 175fach vergrössert. Die dunklen Puncte in der Hornmasse erscheinen jetzt als ellipsoide Körperchen.

Fig. 13. Querschnitt durch ein entkalktes Internodium von einem dickeren Zweig. Man sieht neben der concentrischen Streifung der Hornsubstanz einen der dunklen radialen Streifen, welche von den in voriger Figur stärker vergrösserten Körperchen gebildet werden. Die Bindesubstanz von dem Ende des Kalkgliedes, sowie die Wandung der Centralhöhle ist erhalten. Vergr. 70fach.

Fig. 14. Querschliff durch ein Kalkglied von einem älteren Zweig. Die Centralhöhlung ist von heller Kalkmasse angefüllt und wird von einem dunklen Ring umgeben, welche wahrscheinlich ihre, weniger verkalkte, Wandung darstellt. Der übrige Theil des Schliffes zeigt die oben beschriebenen radial angeordneten Zickzacklinien und die feinere Structur des Kalkes. Vergr. 25fach.

Fig. 15. Ein Sector desselben Schliffes auf der Oberfläche entkalkt und mit Carmin tingirt. Die Zickzacklinien erscheinen als Verdichtungen der sonst sehr zarten Bindesubstanz.

Bemerkung: Der peripherische, ebenso wie der centrale Theil des Schliffes wurde durch die Säure mehr angegriffen und deshalb schneller entkalkt. Daher rührt die auf der Abbildung dargestellte Zusammenziehung des Schliffes.

Fig. 16. Schliff durch einen jüngeren Zweig an der Ursprungsstelle eines Polypen. Der ganze Schliff ist bis auf das fehlende Ektoderm sehr gut erhalten. Man sieht in der Mitte die Centralhöhle mit ihrer Auskleidung und darum die Kalkschicht, welche die centralen Anhänge der zickzackförmigen Zeichnungen scharf hervortreten lässt. Das Skelet ist umgeben von dem Cönenchym mit seinen grösseren und kleineren Ernährungscanälen. Dieselben sind auf der einen Seite ganz regelmässig angeordnet, auf der anderen, wo das Cönenchym sich etwas verdickt hat, werden sie unregelmässig und bilden Lacunen. — Aus-

serdem sieht man an dieser Seite einige Querschnitte von Kalknadeln. Vergr. 40 fach.

Fig. 17. Theil eines Schnittes von demselben Zweig, aber etwas höher. Von den Lacunen ist eine bedeutend vergrössert und erscheint als Darmhöhle des Polypen, die der Achse zugekehrten Höhlungen nähern sich hinsichtlich ihrer Form und Vertheilung wieder den normalen Ernährungscanälen. Querschnitte von Nadeln sind wieder vorhanden. Vergr. die gleiche.

Fig. 18. Schnitt durch ein jüngeres Ei in seiner hyalinen Hülle. Der Kern ist hell, sehr feinkörnig, scharf contourirt und zeigt 4 dunkle Kernkörperchen. Das Protoplasma ist körnig und wird von einer Schicht cylindrischer Zellen umgeben. Vergr. 80 fach.

Fig. 19. Querschnitt durch das basale Ende eines Polypen. Ektoderm und Entoderm sind fast ganz verloren gegangen. Die Bindesubstanz hat eine ziemlich bedeutende Dicke und in ihr erscheinen zahlreiche Oeffnungen, welche Kalknadeln entsprechen. Die Darmhöhle ist ganz mit Spermasäckchen erfüllt, Septen sind nur zwei deutlich. Vergrösserung wie bei Fig. 16.

Fig. 20. Ein Spermasäckchen (Fig. 19) mit dem Septum im Querschnitt und einem Stückchen Polypenwand. Vergr. 80 fach.

Fig. 21. Querschnitt eines entkalkten Polypen in etwa $^1/_3$ seiner Höhe. Man sieht innen das hohe Cylinderepithel des Schlundes, darauf folgt dessen dünne Bindesubstanzlamelle, an welcher die Septen ansitzen. Bei letzteren sind die Durchschnitte der Muskelwülste, welche an dieser Stelle am besten entwickelt sind, angedeutet. Die Interseptalräume sind von rundlichen Entodermzellen ausgekleidet. Die Polypenwand ist etwas dünner als an der Basis und zeigt die Oeffnungen, welche die hier in einer gewissen Ordnung stehenden Kalknadeln einnehmen. Das Ektoderm ist viel niedriger als im Schlundrohr. Vergr. 40 fach.

Fig. 22. Querschnitt durch das obere Ende eines entkalkten Polypen, kurz vor dem Anfang der Tentakel. Die Epithelien sind abgefallen und nur die Bindesubstanz ist übrig geblieben. Dieselbe ist am Schlund sehr dünn geworden und ebenso bei den Septen, welche an dieser Stelle kaum noch Andeutungen von Muskelwülsten zeigen. Die Bindesubstanz der Leibeswand ist verschieden dick und zeigt die regelmässige Anordnung der grossen Kalknadeln. Vergrösserung wie bei der vorigen Figur.

Fig. 23. Ein ausgebreiteter Tentakel mit einem Theil der Polypenwand von der Aussenseite. (Derselbe wurde erst in Wasser aufgeweicht, dann in verdünntes Glycerin eingelegt und so gezeichnet.) Man erkennt an diesem Präparat die oben beschriebene Anordnung der Kalknadeln sehr deutlich.

Fig. 24. Durchschnitt der Basis eines Tentakels von einem entkalkten Polypen. In der zwischen je zwei Polypen verdickten Leibeswand sind die Oeffnungen, welche von den grossen Kalknadeln herrühren, zu sehen. Muskeln scheinen in dieser Höhe noch nicht vorhanden zu sein. Vergr. 80 fach.

Fig. 25. Querschnitt eines Tentakels ungefähr in seiner halben Länge. Die Aussenwand ist ziemlich verdickt und zeigt die Querschnitte der dicke-

ren Nadeln. Die Innenwand ist frei von Nadeln, man sieht aber in ihr die Querschnitte der Längsmuskelbündel. Die Fiedern, von denen die eine von dem Schnitt schief getroffen wurde, zeigen die Anordnung der kleinen Spicula. Vergr. 80 fach.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch ein Stück entkalkten Tentakel. Man sieht hier wieder in der Aussenwand die Tentakelscheiden und in der Innenwand die Längsmuskelzüge In den Zellen des Entoderms und Ektoderms sind die dunkel gefärbten Kerne angedeutet. Vergr. 100 fach.

Fig. 27. Schliff durch ein horniges Zwischenglied, welches secundär von einer Kalkschicht überzogen worden ist. In der Mitte sieht man die Centralhöhle, die hier etwas breit gedrückt erscheint. Darum liegt eine Kalkschicht, welche dem kegelförmigen Ende des benachbarten Kalkgliedes zugehört. Darauf folgt die dünne, gelbgefärbte Hornschicht des Internodiums, dann eine schmutzig gelbliche, körnige Kalkschicht, welche nach ihrem Ansehen zu schliessen wahrscheinlich viel organische Substanz enthält und diese ist endlich wieder von einer hellen krystallinischen Kalkschicht umgeben, welche in ihrer Structur mit der der Kalkglieder übereinstimmt. Vergr. 75 fach.

Fig. 28. Theil eines Querschnittes von einem dicken Ast. Ektoderm und Cönenchym ist vollständig erhalten. In letzterem befinden sich einige Nadelquerschnitte, sowie die Querschnitte von 3 engen und 2 weiteren Ernährungscanälen. An der Innenseite sind noch einige Reste der Bindesubstanz des Kalkgliedes erhalten. Vergr. 100 fach.

Fig. 29. Kalknadel aus dem Cönenchym. Vergrösserung wie bei den folgenden Figuren 100 fach.

Fig. 30—32. Nadeln aus der Polypenwand von verschiedener Grösse.

Fig. 33—34. Nadeln aus dem Schaft der Tentakel.

Fig. 35—36. Nadeln aus den Fiedern.

## Erklärung der Buchstaben.

$c$ = Cönenchym.
$h$ = Centralhöhle.
$i$ = Horniges Internodium.
$k$ = Kalkglied (auch wenn der Kalk ausgezogen ist).
$m$ = Muskeln.
$s$ = Kalknadeln (oder auch deren Scheiden).

# Bemerkungen über Synonymie von Isis elongata Esper, Isis neapolitana m.

Von

**G. v. Koch.**

In »Seba. Mus., tom III. p. 195 tab. 106 Fig. 4« wird zuerst das Skelet einer Koralle aufgeführt und unter der Diagnose Fructex marinus lignosus, caudice tereti ramisque articulatis beschrieben und abgebildet. Später bildet dieselbe Art Esper in seinen »Pflanzenthieren tom. I, tab. VI« ab und gibt eine sehr genaue Beschreibung ihres Skeletes auf Seite 47 und weiter. Er gibt ihr den Namen Isis elongata und bezeichnet als muthmassliches Vaterland die Küsten des indianischen Oceans (Westindien). In allen späteren Korallenwerken, Milne Edwards, Ehrenberg etc. ist diese Beschreibung reproducirt und der Fundort West-Indien als bestimmt angenommen. An das Vorkommen einer Isis im Mittelmeer dachten so wenige, dass z. B. in neuester Zeit Heller in seiner Aufzählung der im Mittelmeer vorkommenden Gattungen von Zoophyten diese Gruppe gar nicht anführt. —

Philippi (Wiegmann's Archiv 1842, pag. 38) beschreibt nun eine Koralle aus dem Golf von Neapel, welche er mit den Weichtheilen, aber allerdings in getrocknetem Zustand erhalten hatte. Er bezieht diese auf die Isis elongata Esper, indem er findet, dass beide Formen hinsichtlich des Skeletes ziemlich genau mit einander übereinstimmen. Ausserdem zieht er zu dieser Art noch eine von Risso (Histoire Naturelle de l'Europe méridionale) als Mopsea mediterranea [1]

[1] Auf der Tafel bildet Risso den Stamm weiss, die Polypen grün ab. Trotzdem scheint das Cönenchym crustal noch vorhanden zu sein, denn sonst müsste man die Gliederung der Achse erkennen. — Die Artdiagnose dagegen heisst: »Mopsea Axo eburneo, ramoso longitudinaliter sulcato, geniculis nodosis, crusta corticali in vivo rubra; cellulis animalia foventibus cylindricis subarcuatis apice excavatis.

beschriebene und abgebildete Form aus dem Mittelmeer, welche aber hinsichtlich der Färbung bedeutende Abweichungen zeigt[1].

Ich selbst habe vor Kurzem in dieser Zeitschrift eine Isis neapolitana als neu beschrieben, halte aber dieselbe mit der, welche PHILIPPI vorlag, für identisch. Auch glaube ich, dass diese Art mit Isis elongata Esper zu vereinigen sein würde, wenn nicht vielleicht später an den Originalexemplaren Unterschiede in der Structur der Skelete, welche für diese Gruppe wichtig sind, nachgewiesen werden. —

J. E. GRAY vereinigt in seinem Catalog[2] die Arten Isis elongata Esper, Isis gracilis Lamx. und I. coralloides Lamx. zu einer Gattung Isidella, welche er mit folgenden Worten characterisirt: »Coral branched, furcate. Axis smooth, cylindrical: stony joints elongate: branches furcate, proceeding from the corneous joints. Bark rather thik, with irregular opaque spicula. Polypiferous cells produced, subcylindrical. Base of axis expanded, lobed and branched.« Als erste Art dieser Gattung führt er auf, Isidella elongata Esper, zu welchen er I. Frutex marinus Seba, Mopsea elongata Philippi und Mopsea mediterranea Risso citirt. Seine Diagnose der Art lautet: »Branches very few and frequently anastomosed, round, elongate: joints elongate, deeply grooved: internodes narrow. Bark unknown. Hab. Mediteranean; Naples.« — Der Anmerkung: »The branches of I. elongata are said to be often anastomosed, and for this reason it appears to be reparated from I. gracilis; but I have never seen them in that state« kann ich mich nur anschliessen.

Darmstadt 15. Octbr. 1877.

---

[1] Nur bleibt mir dabei unerklärlich wie PHILIPPI an eine Uebereinstimmung mit EHRENBERG's Mopsea erythraea denken kann!

[2] J. E. GRAY: Catalogue of Lithophytes or stony corals in the collection of the British Museum. London 1870.

# Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton.

Von

**Dr. Hermann v. Ihering,**

Privatdocent der Zoologie und vergl. Anatomie in Erlangen.

Mit Tafel V.

Die Stellung, welche den Chitoniden im Systeme zukommt, ist bekanntlich seit lange eine strittige. CUVIER gebürt das grosse Verdienst ihre nahen Beziehungen zu den Patellen u. a. Arthrocochliden richtig erkannt zu haben. Neuerdings nun hat sich durch meine anatomischen Untersuchungen ergeben, dass die Arthrocochliden zu Gliederwürmern in Beziehung stehen, und dass gerade Chiton in besonderem Grade als eine bemerkenswerthe Uebergangsform erscheint. Dieses Ergebniss konnte um so weniger überraschen, als bekanntlich die Ontogenie von Chiton mit derjenigen der Anneliden, nicht aber der »Gastropoden«[1] übereinstimmt. Dennoch konnte erst von eingehenderer anatomischer Kenntniss der betreffenden »Mollusken« der Versuch zur Herstellung eines natürlichen Systems ausgehen. Von der bei den Fissurelliden, Chitoniden etc. nachgewiesenen inneren Segmentirung ist die in den dorsalen Schalenplatten der Chitoniden angedeutete äussere Segmentirung gänzlich unabhängig. Aus ihr Beziehungen der Chitoniden zu den Articulaten erschliessen zu wollen, ist daher ein eben so grober

[1] Es ist sicher zu erwarten, dass unter den tieferstehenden Arthrocochliden sich noch solche finden werden, welche in ihrer Ontogenie Larvenstadien darbieten, die mit denen von Chiton übereinstimmen. Bis jetzt sind von Zeugobranchien, Patelloideen und Toochiden noch keine Vertreter auf ihre Ontogenie untersucht. Die meisten Embryologen lassen sich leider bei ihren Untersuchungen nicht von leitenden Ideen, sondern vom Zufall führen. Daher diese ebenso schwer verständliche wie bedauerliche Lücke!

Irrthum, wie wenn man die Ostracoden oder manche Cirrhipedien ihrer Schale wegen zu den Muscheln stellen wollte. Dieser Missgriff ist nun wirklich häufig begangen worden, wie z. B. von Latreille (1820), welcher die Chitoniden mit den Trilobiten zusammenbringen wollte und von D. de Blainville (1825), welcher Chiton mit Lepas und Balanus zu einem die Gastropoden mit den Articulaten verbindenden Typus der Malentozoaria seu Molluscarticulata verband. Die Ansicht Blainville's, welche von manchen Seiten wie z. B. von Milne Edwards Anerkennung fand, war entschieden gegen Cuvier's Auffassung ein Rückschritt, sie war eben so sicher ein Irrthum, wie die noch neuerdings von Marshall[1] in seiner im Uebrigen sehr schätzenswerthen Abhandlung ausgesprochene Ansicht, wonach die Chitoniden den Inferobranchien nahe ständen. Aus diesen Gründen darf ich mich mit aller Entschiedenheit dagegen verwahren, einfach eine ältere Ansicht wieder aufgenommen zu haben.

Angesichts dieser Sachlage muss gegenwärtig eine genauere Erforschung der Anatomie und Ontogenie von Chiton als ein besonders dringendes Bedürfniss empfunden werden. Ich benutzte daher die Gelegenheit, welche sich mir im Herbste dieses Jahres in der k. k. österreichischen zoologischen Station zu Triest darbot, u. a. zur Untersuchung von Chitonen. Die benutzten Arten, auf welche sich daher auch die folgenden Mittheilungen beziehen, waren Chiton squamosus Poli und Chiton fascicularis L., welche beide bei Triest leicht und in Menge zu haben sind. Eine monographische Bearbeitung der Thiere lag nicht in meiner Absicht, es kam mir vielmehr nur darauf an über eine Anzahl von ungenügend bekannten Puncten Aufklärung zu gewinnen. Die im Folgenden enthaltenen Mittheilungen beziehen sich daher auf folgende drei Organsysteme:

1) den Geschlechtsapparat,
2) die Niere,
3) den feineren Bau der Muskelfasern, namentlich der längsgestreiften.

Das Nervensystem von Chiton habe ich schon an anderer Stelle[2] genauer behandelt. Auf die übrigen Organsysteme gehe ich hier

[1] Marshall, »Note sur l'histoire naturelle des Chitons«. Archives neerlandaises. Tom. IV. pag. 11 des Sep.-Abdr.

[2] H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877. p. 43. Taf. VI. Fig. 26; sowie ferner in meiner Abhandlung »Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden«. Morph. Jahrb. Bd. III 1877. Heft 2.

nicht ein, weil ich in den meisten Puncten mich den Angaben der Autoren anschliessen kann. Erwähnt sei hier nur noch, dass der Darmcanal von Chiton ein Wimperepithelium trägt.

## Der Geschlechtsapparat.

Cuvier vertrat die anfangs von Niemanden in Frage gezogene Ansicht, dass Chiton und alle des äusseren Penis entbehrende Arthrocochliden, Zwitter seien, die sich selbst befruchteten. Erst im Jahre 1838 veröffentlichte J. E. Gray[1]) eine kurze Notiz über die Geschlechtsverhältnisse der Patellen, aus welcher hervorging, dass diese Thiere getrennt geschlechtlich sind. Allerdings hat Gray nicht die histologische Untersuchung der Geschlechtsdrüsen vorgenommen, allein seine Angaben wurden bald von anderer Seite durch genauere Untersuchungen bestätigt, so im Jahre 1839 durch Rud. Wagner[2]) und im folgenden Jahre durch Milne Edwards[3]). R. Wagner gibt nach Untersuchungen an Patella und Chiton an, dass die Cyclobranchia getrennt geschlechtlich seien, und er berichtet, dass ihm Erdl mündlich das Gleiche hinsichtlich der Gattung Haliotis berichtet habe. Seit jener Zeit ist die Trennung der Geschlechter oder die Diclinie für die Patellen[4], Fissurellen, Haliotiden und Trochiden nicht mehr in Frage gezogen worden, doch mag es hier immerhin erwähnt sein, dass bei allen den genannten Gattungen ich selbst die Richtigkeit jener Angaben zu bestätigen vermochte. Anders dagegen steht es mit den Chitoniden. Zwar hat, wie oben erwähnt wurde, Wagner für Chiton die Trennung der Geschlechter behauptet, allein seinen Angaben standen diejenigen Middendorff's[5]) entgegen, welcher für Chiton Pallasii

---

[1]) J. E. Gray, »The sexes of limpets«. Annals and mag. of nat. hist. Vol. I. 1838. pag. 482.

[2]) Rud. Wagner, »Observations on the generative System of some of the lower Animals«. Proceedings of the Zool. Soc. of London. Part. VII. 1839. pag. 177—178.

[3]) Milne Edwards, »Observations sur les organes sexuels de divers Mollusques et Zoophytes«. Annales d. sc. nat. II. Ser. Tom. 13. Zool. 1840. pag. 376.

[4]) cf. auch H. Lebert und Ch. Robin, Kurze Notiz über allgemeine vergl. Anatomie niederer Thiere. Archiv f. Anat. und Physiologie Jahrg. 1846. pag. 134 (sowie auch Annales d. sc. nat. III. Ser. Tom. V. 1846).

[5]) A. Th. v. Middendorff, »Beiträge zu einer Malakozoologia rossica. I. Beschreibung und Anatomie neuer oder für Russland neuer Chitonen«. Mem. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg. VI. Sér. Tom. 8. II. Partie Sc. nat. Tom. 6. Pétersbourg 1848. pag. 155.

den Hermaphroditismus behauptet. Middendorff bemerkt nämlich, dass er bei Oeffnung des Geschlechtsapparates grosse Mengen von Spermatozoen »zu den bekannten kugeligen Massen zusammengeballt« habe nachweisen können, und dass zugleich in den Falten der Geschlechtsdrüse Eier sich vorfanden. Allerdings erscheint nun eine Nachuntersuchung der betreffenden Art sehr geboten, allein zunächst liegt doch die directe Versicherung Middendorff's[1] vor, dass er beim Einschnitt in den Eileiter Sperma gewonnen. Freilich wäre es auch leicht möglich, dass hier ein Irrthum vorliege, denn die Abbildung, welche Middendorff von diesen »massigen Anhäufungen des Entwicklungszustandes der Spermatozoiden« gegeben, lässt mir es in hohem Grade fraglich erscheinen, ob in den betreffenden Gebilden wirklich Spermatozoen vorlagen. Jedenfalls weichen diese kurzen keulenförmigen Gebilde sehr auffallend von den Spermatozoen der von mir untersuchten Arten ab. Sodann aber ist auch nicht ausser Acht zu lassen, dass Middendorff nicht nachgewiesen, dass das in der Geschlechtsdrüse angetroffene Sperma auch in derselben entstanden, und es wäre daher immerhin die Annahme statthaft, es könne dieses Sperma von aussen eingedrungen resp. durch den Eileiter aufgenommen sein, in der Weise wie ja auch bei den Acephalen bei dem Mangel der Begattung das von männlichen Thieren ejaculirte Sperma von den weiblichen Thieren aufgefangen wird. Jedenfalls fehlen bei Chiton die Bedingungen für eine echte Begattung. Andererseits aber ist bis jetzt an den Eiern von Chiton eine Micropyle nicht aufgefunden worden und die dicke feste Eihülle ist viel zu resistent um den Gedanken an ein Durchdringen der Spermatozoen durch dieselbe aufkommen zu lassen. Dass eine Mikropyle doch noch aufgefunden werden möge, ist keinesfalls unwahrscheinlich. Sollte das nicht der Fall sein, so lässt die Natur der Eihülle nur die eine Annahme als wahrscheinlich zu, dass das von den Männchen ausgestossene Sperma von den Weibchen aufgenommen werde und somit im Innern des weiten sackförmigen Eierstockes die Befruchtung stattfinde. Diese Vermuthung wird u. a. auch wahrscheinlich gemacht durch eine Beobachtung von W. Clark[2], welcher bei Chiton eine-

[1] cf. auch A. Th. v. Middendorff, Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd. II. Zoologie. Theil I. Wirbellose Thiere. St. Petersburg 1851. pag. 170. Taf. XIV, Fig. 3.

[2] William Clark, »On the Phaenomena of the Reproduction of the Chitons«. Annals and mag. of nat. hist. II. Ser. Vol. 16. 1855. pag. 446 bis 449.

reus die Eierablage beobachtete. Das Thier secernirte bei erhobenem Hinterende zunächst eine klebrige Schleimmasse und legte dann in dieselbe in etwa 15 Minuten mehr als 1000 Eier ab. Dieser Vorgang wurde in einem Aquarium genau beobachtet, so dass es der Aufmerksamkeit des Beobachters nicht hätte entgehen können, wenn von einem der anderen auf demselben Steine festsitzenden Individuen eine grössere Menge von Sperma wäre entleert worden, in der Weise wie das bei Muscheln mehrfach beobachtet wurde. Da nun alle jene Eier sich rasch und normal zu Larven und jungen Chitonen entwickelten, so folgt daraus wohl, dass die Befruchtung keinesfalls nach der Eiablage im Wasser vor sich geht. Dafür spricht auch die gleich zu besprechende Beobachtung MIDDENDORFF's, nach welcher die Eier bei Chiton Pallasii schon im Ovarium den Furchungsprocess durchlaufen. Es bleibt daher nur die Alternative eine innere Befruchtung der Eier oder Parthenogenesis anzunehmen. Angesichts der Menge von Männchen, die ich gleichzeitig mit den Weibchen erhielt, scheint mir zu Gunsten letzterer Annahme nichts angeführt werden zu können, es vielmehr wahrscheinlich zu sein, dass die ejaculirten Spermamassen vom Weibchen in den Oviduct aufgenommen werden und die Befruchtung im Innern der Geschlechtsdrüse stattfinde. In diesem Falle wäre das von CLARK beobachtete Thier schon mit Sperma versehen gewesen, als es gefangen und in das Aquarium gesetzt wurde, in welchem es schon wenige Stunden später seine Eier ablegte. Dann würden auch die von MIDDENDORFF untersuchten Thiere befruchtete Weibchen gewesen sein können, wofür auch der Umstand zu sprechen scheint, dass die von MIDDENDORFF gesehenen Ballen von Samen nur im Oviduct gefunden wurden, nicht auch in den Falten der Geschlechtsdrüse selbst. Auch versichert MIDDENDORFF (Reise etc. l. c. p. 170), dass er im Ovarium der untersuchten Thiere eine Menge Eier »mit deutlich entwickelten Dotterfurchungen« angetroffen habe. Welche von beiden Deutungen für die von MIDDENDORFF angeführten Thatsachen die richtige sein möge, ob diejenige MIDDENDORFF's, nach welcher Chiton Pallasii Zwitter wäre, oder die hier versuchte, nach welcher die im Ovarium gefundenen Samenmassen aus einem anderen Thiere stammten, wird sich wohl nur durch abermalige Untersuchung derselben Species entscheiden lassen. Befremden würde es an und für sich keineswegs können, wenn innerhalb der Gattung Chiton bei einigen Arten Hermaphroditismus, bei anderen Diclinie constatirt würde. Ist doch dasselbe Verhalten bei Muscheln, z. B. bei der Gattung

Cardium festgestellt. Allein wenn man erwägt, dass für die den Chitoniden am nächsten stehenden Familien der Arthrocochliden die Diclinie feststeht, dass diejenigen Arten von Chiton, welche einer genauen histologischen Untersuchung unterzogen wurden, gleichfalls diclinisch befunden wurden, dass endlich die einzige für Hermaphroditismus von Chitoniden anführbare Beobachtung weder so genau ist als man verlangen muss, noch auch eine andere mit der Annahme von Diclinie unvereinbare Erklärung ausschliesst, so wird man nicht umhin können einzuräumen: Dass bis jetzt für keine Species von Chiton das Bestehen von Hermaphroditismus nachgewiesen ist, dass es dagegen für eine Anzahl von Arten feststeht, dass sie diclinisch sind. Und so wird es denn bis auf weiteres als feststehend anzusehen sein, dass die Chitoniden ebenso wie die Patellen etc. getrennten Geschlechtes sind.

Indem ich mich zur Darlegung meiner eigenen Beobachtungen wende, werde ich zuerst die bei Chiton squamosus Poli bestehenden Verhältnisse besprechen. Die Geschlechtsdrüse liegt wie bei allen Chitoniden direct unter der die Kalkplatten enthaltenden dorsalen Körperwandung, dicht über der Leber und dem Darmtractus. Sie besitzt jederseits einen kurzen seitlich in der Kiemenrinne mündenden Ausführungsgang. Derselbe entspringt nicht am hinteren Ende der Geschlechtsdrüse, sondern eine Strecke davor, indem dieselbe sich von den Ausführgängen nach hinten noch eine kurze Strecke weit verlängert. Oeffnet[1] man eine grössere Anzahl von frischen Thieren, so fällt bei Betrachtung der Eingeweide bald auf, dass die Geschlechtsdrüse bei einem Theile der Individuen grün, bei den anderen gelblichroth gefärbt erscheint. Der hierdurch nahegelegte Gedanke, dass dieses Verhalten ebenso wie bei den Patellen u. a. auf eine bestehende Trennung der Geschlechter hinweise, wird durch die histologische Untersuchung bestätigt. Untersucht man die gelben Geschlechtsdrüsen, so findet man, dass sie einen Sack mit einfachem Lumen darstellen, in welches zahlreiche kleinere und längere Falten hineinhängen. Bei der histologischen Untersuchung findet man niemals ein Ei oder Zellen, die man für junge Eier zu halten geneigt

[1] Ein sehr mühsames Verfahren ist es, wenn man vom Rücken her das Thier öffnet, indem man zunächst die Schalenstücke auslöst. Für die meisten Zwecke empfiehlt sich das zuletzt von mir mit bestem Erfolg angewandte Verfahren, bei welchem man mit einem scharfen Messer an der Unterseite des Thieres dicht oberhalb der Kiemenreihe ringsum das Thier von der Schale ablöst.

sein könnte, wohl aber massenhaft und ganz constant Spermatozoen. Dieselben stellen nicht sehr lange Fäden dar cf. Taf. V Fig. 7), welche vorn einen aus zwei Theilen bestehenden Kopf besitzen. Der vordere grössere Theil desselben endet nach vorn in eine feine Spitze und ist weit stärker lichtbrechend wie der hinter ihm liegende kleinere, blasse Abschnitt, welcher hinten stumpf abgerundet endet und den Faden abtreten lässt. Die Spermatozoen, die sich lebhaft bewegen, sind sehr klein, so dass es einer 600 fachen Vergrösserung bedarf, um sie zu untersuchen. Der Faden ist circa 0,055 Mm. lang, der Kopf 0,0035—0,005 Mm. lang. Kennt man durch eigene Untersuchung die Spermatozoen von Fissurella und Haliotis, so ist man überrascht über ihre Aehnlichkeit mit denen von Chiton. Abzusehen ist jedoch dabei von der Zusammensetzung des Kopfes aus zwei Theilen, von der jedoch noch abzuwarten bleibt, ob sie sich bei allen Chitoniden vorfinden wird. Wie dieselbe zu verstehen, resp. ob sie auf eine ähnliche Entstehungsweise hindeute, wie z. B. nach Langerhans es beim Amphioxus der Fall ist, vermag ich nicht anzugeben, da mir Beobachtungen über die Genese der Spermatozoen fehlen.

Untersucht man dagegen eine grün erscheinende Geschlechtsdrüse, so findet man darin nie Sperma, wohl aber Eier in den verschiedensten Entwicklungsstadien. Zunächst erkennt man leicht, dass die grüne Färbung ihren Grund hat in der mattgrünen Farbe des Dotters. Das reife Ei ohne die Hülle misst 0,25 Mm., enthält ein 0,10 Mm. grosses Keimbläschen mit einem 0,0214 Mm. grossen Keimfleck. Sehr eigenthümlich ist die den Dotter dicht umschliessende durchsichtige feste Schale. Sie ist nämlich ringsum besetzt mit senkrecht stehenden Stacheln von gleich zu beschreibender Form, wodurch das Ei ein ähnliches Aussehen gewinnt, wie dasjenige von Locusta viridissima nach Leuckart's [1]) Beobachtung es darbietet. Unsere Fig. 1 erläutert dieses Verhalten, wobei noch zu bemerken ist, dass dieselbe eine Einstellung auf den Aequator des Eies darstellt, weshalb die nach oben stehenden Stacheln zumal bei der Undurchsichtigkeit des Dotters nicht zu sehen sind. Die Stacheln Fig. 2) sind 0,028 Mm. lang und 0,004 Mm. breit. Sie stellen fünfseitige, fast cylindrische Säulen dar, welche oben in einen kleinen

[1]) R. Leuckart, »Ueber die Micropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern.« Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1855. pag. 212 Taf. X, Fig. 16.

Kopf oder Becher anschwellen, dessen freier Rand in fünf Spitzen ausläuft. Der Becher hat einen kleinen, von den Zinken begrenzten Hohlraum, der sich aber nicht in das Mittelstück fortsetzt. Man erkennt das auch daran, dass die Dotterkörnchen, welche aus einem zersprengten Ei in Menge um die Säulchen der Eihaut herumliegen, nie in das Mittelstück hineingelangen. Das proximale Ende der Säule verbreitert sich und bildet die Basis, mit welcher der ganze Stachel ansitzt. Betrachtet man eine Stelle der Eihülle, an welcher ein Stachel, der abgebrochen ist, angesessen hatte, wie unsere Fig. 3 es zeigt, so sieht man, dass eine fünftheilige Facette besteht, an der man entsprechend den äusseren fünf Vorsprüngen auch innen fünf runde Felder erkennt, welche für die Anheftung des Stachels dienten, von dem schon oben hervorgehoben wurde, dass er fünf stumpfe Kanten erkennen lasse, die jedoch, namentlich am Mittelstück, nur wenig deutlich sind, dagegen oben am Becher in den Spitzen wieder einen deutlichen Ausdruck gewinnen. Auf das deutlichste erkennt man auch an den Insertionsfacetten der Stacheln, dass dieselben solide Gebilde ohne Centralcanal sind. Auf die Entstehungsweise der Stacheln werde ich erst später nach Besprechung der Eier von Chiton fascicularis zurückkommen. Hier möge nur noch eine Beobachtung Platz finden, welche sich auf das Verhältniss bezieht, in dem das Wachsthum des Keimfleckes zu jenem des Keimbläschens steht. Es erlangt nämlich der Keimfleck viel eher seine definitive Grösse wie das Keimbläschen, indem er dieselbe schon erreicht hat, wenn das Keimbläschen erst den dritten Theil seiner späteren Grösse besitzt. An noch bedeutend kleineren Eiern ist dagegen auch der Keimfleck noch erheblich kleiner, indem er z. B. 0,009 Mm. gross gefunden wurde an einem Ei, dessen Keimbläschen nur 0,0214 Mm. mass.

Ich wende mich nun zu Chiton fascicularis L., für welche Art ich ebenso wie auch für Chiton Cajetanus Poli die Trennung der Geschlechter constatiren konnte. Eine besondere Besprechung erheischt nur das Verhalten der Eier, namentlich ihrer Hüllen, die bei Chiton fascicularis ganz anders gebaut sind wie bei Chiton squamosus. Die 0,2 Mm. grossen Eier, deren Dotter gleichfalls grün gefärbt ist, besitzen zwar gleichfalls eine ziemlich dicke, derbe Schale, allein dieselbe besitzt keine Andeutung von jenen merkwürdigen Stacheln, die bei Chiton squamosus angetroffen wurden. Die 0,010 Mm. dicke Schale ist von ziemlich unregelmässiger Gestalt, indem sie nicht glatt und gleichmässig dick erscheint, sondern

durch zahlreiche Gruben und Furchen unregelmässig eingeschnitten ist. Die Substanz der Schale ist nicht von gleichmässiger Beschaffenheit, da in derselben zahlreiche grosse, blasige Vacuolen enthalten sind.

Nach aussen ist die Schale umschlossen von einer zarten, auch noch am reifen Eierstocksei nachweisbaren, der Schalenoberfläche dicht anliegenden structurlosen Membran, in welcher eine nicht eben grosse Anzahl von Kernen eingelagert ist. Diese Kerne sind niedrig, 0.017 Mm. lang und nicht ganz so breit. An der Innenseite grenzt an die Schale unmittelbar die körnerreiche Masse des Dotters, dem eine Dotterhaut fehlt. An ganz jungen Eiern dagegen liegt die beschriebene kernhaltige Membran direct der Oberfläche des Eies auf, so dass zwischen beiden noch die Schale ganz fehlt. Unsere Figur 6 zeigt ein solches Ei, welches noch dicht umschlossen ist von der Follikelmembran, denn um eine solche handelt es sich, wie wohl kaum noch besonders hervorzuheben sein dürfte, in unserem Falle. Man darf hieraus wohl schliessen, dass die Schale von der Follikelmembran gebildet werde, und hat diese daher als Chorion zu bezeichnen. Auch bei Chiton squamosus sind die jüngeren der Stachelaufsätze noch entbehrenden Eier von einer ebenso beschaffenen Follikelhülle umgeben, die jedoch am reifen Ei nicht mehr nachgewiesen werden konnte. Eine solche Eibildung mit Follikeln ist bisher, sofern man wenigstens dabei absieht von der noch weiterer Aufklärung bedürftigen Eibildung der Cephalopoden, bei »Mollusken« nirgends nachgewiesen. Wahrscheinlich ist jedoch ihr Vorkommen nicht auf die Chitoniden beschränkt, da vermuthlich die dicke, knorpelähnliche, glashelle Schale der Eier bei den Trochiden auf die gleiche Weise entsteht. Auch hierin bieten also die Chitoniden Berührungspuncte zu den Anneliden und Gephyreen, unter denen es eine Anzahl von Gattungen gibt, bei welchen auch das Ei von einem Follikel umschlossen ist, wogegen bei den Ichnopoden eine Follikelbildung eben so wenig vorkommt wie bei den Plattwürmern.

Durch die hier mitgetheilten Beobachtungen ist es für drei Arten von Chiton nachgewiesen, dass sie getrennten Geschlechtes sind. Dasselbe gilt von den Patellen, den Fissurellen, Trochiden u. s. w., so dass nur noch eine einzige Gattung der Arthrocochliden bleibt, für welche ie Behauptung besteht, dass sie hermaphroditisch sei. Es ist das die Gattung Valvata, welche ich daher einer erneuten Untersuchung unterzog. Durch dieselbe wurde nun wirklich und in

unzweifelhafter Weise dargethan, dass die Geschlechtsdrüse derselben eine Zwitterdrüse ist, in der neben Eiern auch Spermatozoen erzeugt werden. Gegenwärtig ist von keiner anderen Gattung der Arthrocochliden noch das gleiche bekannt, so dass Valvata durch die Sonderstellung, die sie in dieser Beziehung einnimmt, sehr auffallend erscheint, und einen sprechenden Beweis bildet für die Richtigkeit der von mir in meinem oben citirten Werke p. 6 vertretenen Ansicht, wonach der Art der Sexualität an und für sich für die Systematik keine oder eine nur sehr untergeordnete Bedeutung zukommt.

## Die Niere.

Eine Niere war bisher von Chiton nicht bekannt. Zwar hatte Middendorff [1] einen sammetartigen Ueberzug über die Bauchmuskulatur als Niere gedeutet, doch schloss seine Darstellung die Annahme eines Irrthums nicht aus, zumal auch ein Ausführungsgang von ihm nicht beschrieben ward. Schiff [2], der ebensowenig wie seine Vorgänger die Niere auffand, suchte es wahrscheinlich zu machen, dass bei Middendorff eine Verwechslung mit Pigmentzellen vorliege. Es bestand daher bis jetzt zu Recht die Annahme, dass Chiton keine Niere besitze. Aus den sogleich mitzutheilenden Beobachtungen geht jedoch mit Sicherheit hervor, dass die Niere bei Chiton nicht fehle, sondern nur übersehen oder ungenügend erkannt worden ist.

Wenn man eine beliebige Art von Chiton frisch untersucht und nach Entfernung der dorsalen Körperwand die Eingeweide, d. h. den Geschlechtsapparat und den Darmtractus mit der Leber wegnimmt, so sieht man auf dem Boden der Leibeshöhle ein zierliches Netzwerk feiner nur wenig in die Augen fallender Drüsenschläuche. Unsere Fig. 9 stellt von Chiton fascicularis ein Stück eines solchen unregelmässig dendritisch verästelten Drüsenschlauches bei schwacher Loupenvergrösserung dar. Die Gänge dieser Drüse münden in einen gemeinsamen in der Medianlinie unter dem Mastdarm hinlaufenden weiten Ausführgang, welcher dicht unter dem After sich nach aussen öffnet, wie es unsere Fig. 8 darstellt. Untersucht man

[1] l. c. pag. 136. Taf. VI, Fig. 1 *N* und Taf. VII, Fig. 5.

[2] M. Schiff, »Beiträge zur Anatomie von Chiton piceus« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858. pag. 41.

ein Stückchen der Drüse bei stärkerer Vergrösserung, so erkennt man, wie Fig. 10 es zeigt, die Zusammensetzung derselben aus einer zarten structurlosen Membran, welcher nach innen ein einschichtiges Epithel grosser Drüsenzellen aufsitzt, welche an ihrer freien ins Lumen sehenden Fläche Cilien tragen. Sowohl die Drüsenläppchen wie die Ausführgänge wimpern. Die Cilien sind lang, sie messen 0,017 Mm. Fig. 11 stellt eine isolirte Zelle dieses Epithelium dar, welche sich nach hinten verjüngt, 0,011 Mm. lang ist und einen ziemlich grossen einfachen Kern besitzt. An den meisten isolirten Zellen findet man jedoch ein anderes Verhalten des Kernes wie es Fig. 12 und 13 erläutern. Der Kern, der ebenso wie die Zelle selbst bedeutend an Grösse zugenommen hat, misst, gegen 0,007 Mm. bei den jüngeren Zellen, nun 0,010 Mm. bis 0,017 Mm. im Durchmesser. In der Substanz des Kernes befinden sich eine oder mehrere helle Vacuolen, die mit einer Flüssigkeit erfüllt sind, in welcher eine Anzahl dunkler runder Concretionen flottiren. In jüngeren Kernen findet man nur eine solche Vacuole, bei den grossen 2, 3 oder 4 derselben. Sie sind dabei oft nur durch eine sehr feine Schicht von Kernsubstanz getrennt, so dass wohl die Masse des Kernes in der Umgebung der Vacuole zu einer Membran verdichtet sein muss.

Besonders bemerkenswerth ist hierbei der Umstand, dass die Vacuolen, in welchen die Bildung der Concremente vor sich geht, im Innern des Kernes gelegen sind. — Bei den Platycochliden treten diese Vacuolen, die sogen. Secretionsbläschen immer im Protoplasma der Zelle auf[1]). Bei den Arthrocochliden scheint es, wenigstens bei den höherstehenden Gattungen, ebenso zu sein so z. B. bei Paludina), doch bedarf dieser Punct noch genauerer Untersuchung, da zu wenige Beobachtungen vorliegen, so dass es nicht unwahrscheinlich ist, dass auch bei den tieferstehenden, des Penis, Sipho etc. entbehrenden Gattungen der Arthrocochliden bezüglich der Bildung der Secretionsbläschen das gleiche Verhalten wie bei Chiton bestehen möge.

Dass in dem beschriebenen Organe eine Niere vorliegt, dürfte wohl kaum bezweifelt werden. Zwar ist die chemische Untersuchung der Concremente mit Rücksicht auf die Frage, ob dieselben Harnsäure enthalten, noch nicht angestellt, allein dieselbe ist bekanntlich

[1]) Dies hat zuerst richtig nachgewiesen für Helix, Limnaeus und Planorbis: Heinrich Meckel, »Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere«. Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1846. pag. 13—16.

auch für die Frage nach der Natur der betreffenden Drüsen keineswegs entscheidend, da in den Nieren zahlreicher Mollusken Harnsäure nicht nachgewiesen werden konnte, während bei anderen der Nachweis gelang. Die Entscheidung ob eine bestimmte Drüse als »Niere« anzusehen sei oder nicht hängt daher, wie GEGENBAUR richtig hervorgehoben, von dem Ergebnisse der morphologischen, nicht von demjenigen der chemischen Untersuchung ab. In morphologischer Hinsicht aber haben wir es hier mit einem neben dem After nach aussen sich öffnenden Excretionsorgane zu thun, in dessen Zellen eben solche Concremente erzeugt werden, wie in den als Nieren bezeichneten Drüsen der »Gastropoden«. Besonders beachtenswerth ist das Verhalten der Niere bei Chiton deshalb, weil es in gewisser Beziehung den Uebergang vermittelt zwischen den bei den Arthrocochliden und den bei den Acephalen bestehenden Verhältnissen. Bei letzteren hat die Niere bekanntlich zwei Ausführgänge, jederseits einen, während die Gewebe und die Lumina beider Nieren, der sogen. BOJANUS'schen Organe, in der Medianlinie meist verschmolzen sind. Bei den Arthrocochliden dagegen besitzt die Niere nur einen einzigen Ausführgang. Es liegt nun am nächsten das Verhalten der letzteren aus dem bei den Muscheln angetroffenen durch die Annahme der Verkümmerung der einen Niere bei den Arthrocochliden abzuleiten, allein die bequemste Erklärung ist nicht immer die richtige, und speciell in diesem Falle lässt sich zu Gunsten einer solchen Annahme auch nicht irgend eine Thatsache anführen [1]. Es weist vielmehr das bei Chiton bestehende Verhalten nach einer anderen Richtung, indem es dadurch wahrscheinlich gemacht wird, dass die Mündung der Niere in der Medianlinie den ursprünglichen bei Chiton noch erhaltenen Zustand repräsentire, aus dem sich einerseits durch Verschiebung der Nierenöffnung wie auch des Afters nach rechts und vorn das bei den Arthrocochliden bestehende Verhalten, andererseits durch Spaltung des einfachen Ausführganges das bei den Acephalen und Solenoconchen angetroffene Verhalten ableite. Damit steht auch die relative Lagerung der Geschlechtsdrüsen in Zusammenhang, die bei den Acephalen ebenso wie bei Chiton jederseits durch einen Ausführgang sich nach aussen öffnen. Da wo die Oeffnungen der Geschlechtsorgane und diejenigen des Bojanus'schen

[1] Zusatz bei Lesung der Correctur. Neuerdings wurde vom Verf. nachgewiesen, dass allerdings die Duplicität der Niere für die Arthrocochliden das ursprüngliche Verhalten repräsentirt. cf. H. v. IHERING, Zur Morphologie der Niere der sog. »Mollusken«. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIX. 1877 p. 583 ff.

Organes gesondert münden, liegen die ersteren hinter letzteren, wie das auch bei Chiton der Fall ist.

## Der feinere Bau der Muskelfasern namentlich der längsgestreiften.

Hinsichtlich des feineren Baues der Muskelfasern sind bei den Chitoniden zweierlei Elemente auseinander zu halten, nämlich einmal die lebhaft roth gefärbten Muskeln der Mundmasse und dann die weissen Muskeln, welche an die Schalenstücke sich ansetzen, und welche die Hauptmasse des Fusses bilden. Beide zeigen einen exquisit fibrillären Bau, aber nur erstere sind »quergestreift« oder richtiger längsgestreift. In unserer Fig. 16 ist eine aus dem Fusse isolirte Muskelfaser abgebildet. Dieselbe stellt ein Fibrillenbündel dar, welches von einem derben Sarcolemm umschlossen ist. Der Inhalt besteht nicht ausschliesslich aus Fibrillen, sondern diese sind nur in dem peripherischen Theile der Muskelfaser gelegen, wogegen die Achse derselben von einem ziemlich breiten nicht fibrillären Cylinder körnigen Protoplasma's eingenommen ist, wie er ja bei den Muskelfasern der Evertebraten so allgemein angetroffen wird. Kerne sah ich in dieser axialen Substanz nicht, doch werden dieselben bei erneuerter Untersuchung vermuthlich nachweisbar sein. Das Verhalten der Kerne bleibt überhaupt noch aufzuklären, da auch bei den Muskeln der Mundmasse die Verhältnisse noch nicht genauer erkannt sind. Es liegen hier sehr eigenthümliche Verhältnisse vor, welche ich in Triest noch nicht eingehend genug untersucht und welche daher bei wiederkehrender Gelegenheit noch weiter zu studiren sind. An den Muskelbündeln des Schlundkopfes sieht man nämlich schon mit blossem Auge kleine Bläschen warzenförmig ansitzen. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man, dass es sich um je eine Anzahl zusammenstehender kugliger Blasen von circa 0,05 Mm. Grösse handelt, welche den Muskelbündeln aufsitzen. Sie umschliessen eine oder mehrere, häufig zwei, Zellen mit nicht sehr grossem Kerne. Im Innern der Zelle erkennt man eine Anzahl von Körnchen, die in ihrem Aussehen an die Körner erinnern, welche die Sarcous elements der Muskelfasern repräsentiren. Aus diesem Grunde und weil ich bei Arthrocochliden bis jetzt nirgends etwas ähnliches gesehen, kann ich der von Boll[1] gegebenen Darstellung mich nicht anschliessen. doch können erst

[1] F. Boll, Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. V. Supplementband 1869. pag. 36.

genauere Untersuchungen an verschiedenen Arten und mit Berücksichtigung der Entwicklung Klarheit schaffen.

Ich wende mich zum Bau der Muskelfasern des Schlundkopfes. Dieselben sind 0,007—0,010 Mm. dicke Fasern, welche von einem deutlichen derben Sarcolemm umschlossen sind, in dem sich eine nicht sehr grosse Anzahl von Kernen befindet. Dieselben treten erst bei Tinction deutlich hervor, daher sie denn auch leicht zu übersehen sind. Die Kerne sind 0,007 Mm. lang und halb so hoch und breit. Man vergleiche unsere Fig. 15. Im Innern des Sarcolemmschlauches liegen eine grössere Anzahl von Fibrillen, die man bei Bruchstücken oft vorstehen sieht, wie es unsere Figur 14 zeigt. Der Bau dieser Fibrillen ist nun bemerkenswerth, sie bestehen nämlich aus kleinen circa 0,0009 Mm. grossen, stark lichtbrechenden Elementen, welche unter einander durch ungefähr gleich grosse Stücke einer weniger stark das Licht brechenden Substanz verbunden sind. Diese Verhältnisse erkennt man schon am frischen Muskel mit Deutlichkeit. An abgerissenen Stücken von Muskelfasern sieht man, wenn man den frischen Muskel in Seewasser untersucht, oft eine zusammenhängende Reihe von stark lichtbrechenden Elementen oder Sarcous elements, wie ich sie fortan nennen will. Dabei hat das Bindemittel fast denselben Brechungsindex wie das Wasser, so dass es dann mehr erschlossen als wahrgenommen wird. Immer aber, ob bei Untersuchung des frischen Muskels oder nach Anwendung von Reagentien erkennt man lediglich den Zusammenhang der Sarcous elements in der Längsrichtung, eine Zerlegung der ganzen Muskelfaser in Discs gelingt nicht und kann auch unmöglich gelingen, da man schon am frischen Muskel deutlich erkennt, dass die Sarcous elements der einen Fibrille, denen der benachbarten in ihrer Lagerung durchaus nicht entsprechen, wie denn auch innerhalb der einzelnen Fibrillen die Abstände zwischen den Sarcous elements von ungleicher Grösse sind.

An der hier gegebenen Darstellung vom Baue der Muskelfasern bei Chiton sind zwei Momente bemerkenswerth, insofern sie nämlich mit den bis jetzt über den Bau der Muskelfaser bei den Mollusken gemachten Angaben nicht übereinstimmen. Einmal die Angabe, dass das Sarcolemm Kerne enthalte, während nach der Ansicht der meisten Autoren die Muskelfasern der Mollusken einfache Spindelzellen sein sollen. Ich kann jedoch meine Angabe nicht nur für Chiton halten, sondern auch auf Helix ausdehnen. Schon vor drei Jahren überzeugte ich mich bei Untersuchung des Spindelmuskels

von Helix pomatia, dass bei dieser Schnecke im Sarcolemm Kerne liegen. Ich kann für den Nachweis dieses Verhaltens, das damals von mir gebrauchte Verfahren empfehlen. Ich behandelte nämlich den frischen Muskel mit Haematoxylin. Dabei färbte sich die Muskelsubstanz sehr intensiv, dagegen das Sarcolemm nur wenig. Beim Zerzupfen gelang es nun aus einer Faser den Inhalt eine Strecke weit herauszuziehen, so dass eine ziemlich grosse Strecke weit der leere Sarcolemmschlauch vorstand, und an ihm erkannte ich deutlichst einen Kern, der etwas mehr als das Sarcolemm selbst tingirt war.

---

Hinsichtlich der Deutung der Muskelfaser der Mollusken, namentlich auch bezüglich des Sarcolemms, drängen die eben mitgetheilten Thatsachen entschieden zur vollen Anerkennung der von Guido Wagener[1] vertretenen Anschauung, im Gegensatz zu der von Weismann[2], Schwalbe[3] Boll (lc. p. 30) u. a. aufgestellten. Dennoch liegt auch der Weismann'schen Darstellung viel Wahres zu Grunde und es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass bei weiterer Verfolgung dieses Gegenstandes gerade die Mollusken sich als besonders geeignete Objecte erweisen werden, um die scheinbar grosse Differenz zwischen beiden Auffassungen zu verringern, resp. zu erkennen, in welcher Weise die höher differenzirten Formen von Muskelfasern aus den einfachen contractilen Spindelzellen hervorgegangen sein mögen. In welcher Weise aber auch diese Beziehungen sich verhalten, so dürfte doch jedenfalls das eine als gesichert angesehen werden, dass innerhalb der Mollusken sich bezüglich des Baues der Muskelfasern so bedeutende Unterschiede finden, dass es unstatthaft ist, alle in den Rahmen eines einzigen Schema's einzwängen zu wollen.

Quergestreifte Muskelfasern sind bekanntlich schon vielfach bei Mollusken beschrieben worden, und namentlich sind es die Schlundkopfmuskeln der Gastropoden, an denen viele einschlägige Beobachtungen gemacht wurden. Sie wurden hier zuerst erwähnt von

---

[1] G. R. Wagener, »Ueber die Muskelfaser der Evertebraten.« Arch. f. Anat. u. Phys. J. 1863. pag. 231.

[2] A. Weismann, »Ueber die zwei Typen contractilen Gewebes etc.« In Henle und Pfeufer's Zeitschr. f. rat. Medicin III. Reihe. Bd. XV, 1862. pag. 62 ff.

[3] G. Schwalbe, »Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere«. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. V. 1869. pag. 238, 241 ff.

Reichert[1], an Turbo, und dann von Leydig[2] an Paludina, von Kölliker[3], an Aplysia, von Pagenstecher[4] bei Trochus, von Boll[5], bei Neritina und von Dall[6], bei Acmaea (borneensis Rve.) beschrieben.

Auf die übrige Literatur über quergestreifte Muskelfasern bei Mollusken werde ich an dieser Stelle nicht eingehen. Ich möchte nur bei dieser Gelegenheit schon darauf hinweisen, dass fast alle diese Angaben sehr der Nachuntersuchung bedürfen, und dass vieles als Querstreifung beschrieben worden ist, was nichts damit zu thun hat. Denn es ist wohl klar, dass es ein wesentlicher Unterschied ist, ob die contractile Substanz der Muskelfasern resp. Spindelzellen eine echte Quer- resp. Längsstreifung aufweist, oder ob blos die Körnchen in dem körnigen Centralstreifen eine regelmässige Anordnung zeigen, so dass »man lebhaft an Querstreifung erinnert wird.« Auch ist bekannt, dass, wie Meissner[7], zuerst zeigte, auch glatte Muskelfasern das Aussehen einer quergestreiften darbieten können, wenn sie sich in contrahirtem Zustande befinden, wobei es zur Faltenbildung an der Oberfläche kommt. Es ist wahrscheinlich, dass die Querstreifung, welche Gegenbaur[8]) an dem Muscul. retract. der grossen Tentakel der Heliciden und Limaciden beschrieben, auf diese Weise ihre Erklärung findet. Indem ich die ausführlichere Erörterung und Begründung meiner Ansichten für eine spätere Arbeit mir vorbehalte, bemerke ich, dass ich hier nur darauf hinweisen wollte, dass bei Mollusken die Querstreifung nicht so verbreitet ist, wie man den Literaturangaben nach schliessen sollte, dass für manchen der Fälle, in denen man es mit Querstreifung zu thun zu haben glaubte, eine andere Erklärung zulässig oder erforderlich ist.

---

[1]) Reichert, Arch. f. Anat. u. Phys. J. 1842. pag. CCLXXXV.

[2]) Leydig, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. 1850. pag. 159 und 191 sowie auch Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. II. 1854. pag. 36.

[3]) Kölliker. Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. Bd. VIII. 1858. pag. 111. Fig. 34.

[4]) Pagenstecher, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863. pag. 306. Taf. 29, Fig. 6 u. 7.

[5]) Boll, Arch. f. mikrosk. Anat. Suppl. 1869. pag. 25.

[6]) Dall. »Note on transverseley striated muscular fiber among the Gasteropoda.« American Journ. of science and arts. III. Ser. Vol. 1. New Haven. 1871. pag. 121—123.

[7]) G. Meissner. »Ueber das Verhalten der muskulösen Faserzellen im contrahirten Zustande.« Zeitschr. f. rationelle Medicin von Henle u. Pfeufer. III. Reihe, 2. Bd. 1858. pag. 316—320. Taf. V.

[8]) C. Gegenbaur, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III, 1851. pag. 384.

Trotzdem ist die feinere Zusammensetzung der Muskelfasern des Schlundkopfes nur ungenügend, resp. noch nicht richtig erkannt. Allerdings bedürfen meine eigenen Untersuchungen noch sehr weiterer Ergänzung, aber nach allem, was ich bis jetzt von »Querstreifung« bei Molluskenmuskelfasern gesehen habe, ist mir es wahrscheinlich, dass eine echte »Querstreifung« nirgends existirt, sondern dass es sich überall um Fibrillen handelt, in denen die Sarcous elements eine mehr oder weniger regelmässige Anordnung besitzen. Ueberhaupt ist der fibrilläre Bau der Muskelfasern der Mollusken, obwohl schon von verschiedenen Autoren ausdrücklich hervorgehoben, doch noch weit davon entfernt hinreichend bekannt zu sein. Mir hat sich derselbe namentlich bei Untersuchung der Schliessmuskeln der Muscheln in überzeugender Weise aufgedrängt. Wer Zweifel daran hegt, dass ein grosser Theil der Muskelfasern bei den Muscheln Fibrillenbündel sind, mag an einer beliebigen Muschel am hinteren Adductor die bläulichweisse, glänzende, peripherische Portion zur Untersuchung wählen, wo diese Verhältnisse sehr leicht zu erkennen sind. Die betreffende Portion des Schliessmuskels wirkt als Antagonist des Schlossligaments, die Muskelfasern zeigen keine Quer-, resp. Längsstreifung, was nicht selten an der zweiten Portion desselben Muskels zu beobachten ist. Letztere Portion bewirkt den raschen plötzlichen Schalenschluss, wie genauer durch Operationen an lebenden Thieren an den hierzu aus vielen Gründen besonders geeigneten Arten der Gattung Pecten constatirt wurde.

Vom Bau der Muskelfaser bei den Mollusken möchte ich daher in groben Zügen folgendes Bild geben. Den einfachsten Fall bilden die bekannten Spindelzellen mit körnigem Centralstreifen und peripherisch gelagerter, homogener Substanz. Diese letztere erfährt nun sehr häufig einen Zerfall in Fibrillen und als letzte Complication kann in den Fibrillen eine solche Anordnung der anisotropen und isotropen Substanz zu Stande kommen, dass die Fibrille aus einzelnen Sarcous elements besteht, welche durch isotrope Substanz in der Längsrichtung unter einander verbunden sind. Ob es wirkliche Querstreifung mit oder ohne entsprechende Fibrillenbildung bei Mollusken gebe, vermag ich zur Zeit noch nicht zu sagen, obwohl es für die Acephalen nicht bestritten werden zu können scheint. Mit Bestimmtheit konnte ich mich nur in zwei Fällen davon überzeugen, dass die angebliche Querstreifung in Wahrheit eine Längsstreifung mit Fibrillenbildung darstellt, nämlich bei Turbo und Tro-

chus, für welche Gattungen, wie schon oben erwähnt wurde, Reichert und Pagenstecher die Querstreifung beschrieben und abgebildet hatten, und deren Schlundkopfmuskeln ich ganz ebenso gebaut fand wie bei Chiton.

Von einem näheren Eingehen auf die Frage nach dem Baue der Muskelfaser bei den Mollusken sehe ich an dieser Stelle ab. Ich bin mit ausgedehnten, hinsichtlich der Anatomie des »Spindelmuskels« schon abgeschlossenen Untersuchungen über die vergleichende Anatomie und Histologie der Muskulatur der Mollusken beschäftigt, welche ich im nächsten Jahre zum Abschlusse bringen zu können hoffe.

Der Uebersichtlichkeit halber stelle ich zum Schlusse die gewonnenen Resultate zusammen.

1) Die Chitoniden sind getrennt-geschlechtlich wie die Arthrocochliden. Unter letzteren ist nur Valvata Zwitter.

2 Die Eierstockseier der Chitoniden sind von einem Follikel umschlossen, welcher ein derbes bei Chiton squamosus mit Stacheln besetztes Chorion secernirt.

3 Die Befruchtung der Eier erfolgt im Innern des Ovarium.

4) Die Niere ist eine baumförmig verzweigte auf dem Boden der Leibeshöhle gelegene mit Wimperepithelium ausgekleidete Drüse, welche einen unpaaren medianen unter dem After sich öffnenden Ausführgang besitzt.

5) Die Secretionsbläschen der Nierenzellen entstehen bei den Chitoniden im Kern, während sie bei den Platycochliden und, soweit bis jetzt bekannt, auch bei den Arthrocochliden im Protoplasma der Nierenzellen entstehen.

6 Die Muskelfasern der Chitoniden sind Fibrillenbündel, welche von einem kernhaltigen Sarcolemm umschlossen werden.

7 Diese Fibrillen sind einfach bei den im Fusse gelegenen Muskelfasern, wogegen bei denen der Mundmasse die anisotrope Substanz sarcous elements bildet, welche durch zwischenliegende isotrope Substanz von einander getrennt werden. Die einzelnen Fibrillen entsprechen einander nicht, so dass eine echte Querstrei-

fung, wie sie so oft für die Muskelfasern der Schlundkopfmuskeln bei den »Gastropoden« behauptet wurde, nicht existirt.

Göttingen im December 1876.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel V.

Die Figuren 4, 5, 6 und 9 beziehen sich auf die Anatomie von Chiton fascicularis, alle anderen auf diejenige von Chiton squamosus.

Fig. 1. Reifes Ei bei schwacher Vergrösserung.
Fig. 2. Ein Stachel vom Chorion desselben Eies.
Fig. 3. Insertionsfacette des Stachels. Ebenso wie die vorhergehende Figur bei 500facher Vergrösserung.
Fig. 4. Reifes Ei von Ch. fascicularis.
Fig. 5. Das Chorion desselben Eies bei 500facher Vergrösserung.
Fig. 6. Ein junges Ei derselben Species von dem Follikel umschlossen.
Fig. 7. Ein Spermatozoon bei 650facher Vergrösserung.
Fig. 8. Der After und unter demselben die Oeffnung des Ureters.
Fig. 9. Ein Stück der Niere bei schwacher Loupenvergrösserung.
Fig. 10. Ein Acinus der Niere. Vergrösserung 500.
Fig. 11. Isolirte Nierenzelle, wie Fig. 12 und 13 bei 650facher Vergrösserung.
Fig. 12 und 13. Isolirte Kerne mit Secretionsbläschen, in denen Concremente schweben.
Fig. 14. Eine Muskelfaser aus der Mundmasse frisch untersucht bei 650facher Vergrösserung. Bei den folgenden Figuren die gleiche Vergrösserung.
Fig. 15. Eine Muskelfaser aus der Mundmasse, nach 24stündiger Behandlung mit 1 % Kali bichrom. mit Anilinblau tingirt. Im Sarcolemm ein Kern.
Fig. 16. Eine Muskelfaser aus dem Fuss. Frisch untersucht. Am Ende stehen die Fibrillen hervor.

# Bemerkungen über Neomenia und über die Amphineuren im Allgemeinen.

Von

**Dr. Hermann v. Ihering,**

Privatdocent der Zoologie und vergl. Anatomie in Erlangen.

---

Ueber Neomenia Tullberg[1] sind neuerdings weitere Untersuchungen mitgetheilt worden durch Koren und Danielsen[2] sowie durch Graff[3], auf welche ich im Folgenden näher eingehen werde. Die Abhandlung der erstgenannten beiden Forscher, welche sich als Vorläufer einer grösseren mit Abbildungen versehenen Arbeit ankündigt, ist in norwegischer Sprache abgefasst und daher nicht allgemein verständlich, was mich veranlasst hier in kurzen Zügen die darin niedergelegten Resultate mitzutheilen. Auf die Gründe, welche die norwegischen Gelehrten bestimmt haben statt des Namen Neomenia die Sars'sche Benennung des Thieres als Solenopus in Anwendung zu bringen, werde ich weiter unten zurückkommen. Koren, der schon vor dreissig Jahren das Thier gefangen, hat es oft lebend beobachtet und gibt die Farbe des Körpers als schwach roth, diejenige der Kiemen als hochroth an. Als Kiemen haben sich, wie ich schon früher vermuthete, die neben dem Mastdarm gelegenen retractilen Organe erwiesen, welche Tullberg einem »inverted mushroom« verglich. »Die Kiemen,« so sagen sie pag. 7, »stehen in Form eines oblongen Kranzes, der aus 30

---

[1] T. Tullberg. Neomenia a new genus of invertebrate animals K. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. 3. No. 13. Stockholm 1875.

[2] J. Koren og D. C. Danielsen, Beskrivelse over nye Arter. henhoerende til Slaegten Solenopus. Archiv for Mathematik og Naturvidensk. Christiania 1877 pag. 1—11 (ohne Tafel).

[3] L. Graff, Neomenia und Chaetoderma. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXVIII. 1877. pag. 557—570.

fadenförmigen hohlen Gebilden besteht, von denen die dem Rücken zunächst stehenden die längsten sind, während die an der Bauchseite befindlichen äusserst kurz sind.« . . . »Ueber und hinter der Kiemenhöhle findet sich nahe an derem Rande der Rückenseite genähert eine dicke runde Papille, in deren Mitte sich eine feine Oeffnung befindet für die Geschlechtsorgane.« Die Haut mit ihren Kalkspikeln und grossen Zellen, die wohl Schleimdrüsen seien, wird näher beschrieben. Im Magen finden sich grosse runde Zellen, die dunkle feine Körner einschliessen, und die wohl als Leberzellen des Darmepithels in Anspruch zu nehmen sind. Der kurze Darmtractus trägt innen ein Wimperepithel pag. 8. »Im Hinterende des Körpers findet sich zwischen Mantel und Darm ein Hohlraum, in dem das Herz liegt. In das hintere Ende desselben mündet der gemeinsame Stamm von zwei Gefässen, welche aus den dahinter gelegenen Kiemen kommen, und das vordere Ende setzt sich in ein einziges Gefäss fort, welches über dem hinteren Ende der Geschlechtsdrüse in den Mantel tritt und sich sofort zu verzweigen beginnt.« Längs des Rückens über dem Magen liegt die Zwitterdrüse. Sie hat einen kurzen breiten Ausführgang. »Sobald dieser eine kurze Strecke weit aus der Drüse hervorgetreten ist, theilt er sich in Oviduct und Vas deferens. In den Oviduct öffnet sich der Ausführgang der Eiweissdrüse, welche dreilappig und oblong ist. Was nun das Vas deferens betrifft, so haben wir Grund anzunehmen, dass es sich theile.« Doch ist das unsicher. In das Vestibulum münde jederseits seitlich eine Penisscheide ein, die sehr muskulös und innen mit Cylinderepithel ausgekleidet ist. Jede Scheide enthält eine flache hornartige Scheide, welche längs des einen Randes offen und am hinteren Ende mit zahlreichen kleinen Zacken besetzt ist; »in dieser Scheide liegt nun der eigentliche Stylus (Penis), der gleichfalls flachgedrückt erscheint und in eine scharfe Spitze endet.« In das Vestibulum öffnet sich ausser den beiden Penisscheiden eine »kleine Blase mit kurzem Ausführgang, das Receptaculum seminis sammt zwei schlingenförmigen Schleimdrüsen mit einer rahmartigen Flüssigkeit, in welcher Zoospermien wimmeln«. »In der Zwitterdrüse haben wir gesehen sowohl Zoospermien als auch Eier in verschiedenen Entwicklungsstadien aber zu verschiedenen Zeiten« (pag. 9). Bezüglich des Nervensystems sind keine eigenen über die von Tullberg gemachten Beobachtungen hinausgehenden Untersuchungen angestellt.

Wegen des complicirten Baues des Geschlechtsapparates wollen Koren und Danielsen Neomenia nicht als einen Verwandten von

Chiton anerkenen, sondern diese Gattung den »Opisthobranchien« einreihen als eine besondere Ordnung der »Telobranchiata«. Ich muss dazu bemerken, dass erstens die Opistho- und Prosobranchia, wie ich[1] nachgewiesen habe, so unnatürliche Gruppen sind, dass sie unmöglich noch fernerhin beibehalten werden können. Ich erinnere hier nur daran, dass auch Chiton opisthobranch ist! Sodann aber ist auch noch nicht nachgewiesen, dass Neomenia wirklich Zwitter ist. Die Behauptung, dass eine Geschlechtsdrüse eine Zwitterdrüse sei, setzt den Nachweis voraus, dass in der betreffenden Drüse sowohl Eier als auch Samen in einem und demselben Individuum aufgefunden werden können. Das ist nun hier nicht der Fall, da Koren und Danielsen zwar sowohl Eier wie Sperma in der Geschlechtsdrüse fanden, aber zu verschiedenen Zeiten, resp. also auch in verschiedenen Individuen, da die anatomische Untersuchung eines Individuum dessen Tod zur Folge hat. Es ist daher bis jetzt nicht erwiesen, dass Neomenia Zwitter sei, indem im Gegentheil der anatomische Befund für die Existenz von Diclinie spricht. Selbst wenn aber auch Neomenia Zwitter sein sollte, so wäre damit noch nichts über ihre systematische Stellung bewiesen, da wie ich l. c. pag. 6 nachgewiesen, dem Character der Sexualität an und für sich für die Systematik gar keine Bedeutung beigemessen werden kann. Ich erinnere in dieser Hinsicht an den oben hervorgehobenen unbestreitbaren Hermaphroditismus von Valvata, deren Zugehörigkeit zu den Arthrocochliden trotz der im Geschlechtsapparate bestehenden Abweichungen nicht in Frage gezogen werden kann. Ich möchte dies hier deshalb hervorheben, weil trotz der entschiedenen Geltendmachung dieses meines Standpunctes Semper[2] den Fehler begangen hat meine Ansichten so wiederzugeben, als habe ich alle getrenntgeschlechtlichen Schnecken in eine Gruppe, meine Arthrocochliden, vereint.

Das einzige Argument, welches daher bis jetzt für den Hermaphroditismus von Neomenia geltend gemacht werden kann ist der Besitz von 2 Penes in jedem (?) Individuum. Gerade das Verhalten des männlichen Geschlechtsapparates bildet aber eine bemerkenswerthe Stütze für die Vereinigung von Neomenia und Chiton. Bei allen jenen von Plattwürmern abzuleitenden Zwitterschnecken, die

[1] H. v. Iherino, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877. pag. 8.

[2] C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Institut in Würzburg. Herausgegeben von C. Semper. III. Bd. 1876. pag. 387.

ich als Ichnopoden zusammengefasst habe, besitzt der complicirt gebaute an der rechten oder der linken Seite des Körpers ausmündende Geschlechtsapparat nur einen Penis. Der ganze Genitalapparat der Ichnopoden weist, wenn man unter den Würmern sich nach Vergleichungspuncten umsieht, auf die Plattwürmer hin. Symmetrische Duplicität der Vasa deferentia, wie sie bei Neomenia sich finden und in dem Besitze zweier Penis ihren deutlichen Ausdruck finden soll, findet sich eben wiederum bei Chiton und den ihm im System zunächst stehenden Gruppen, namentlich den Muscheln. Indem somit für eine genauere Discussion des Geschlechtsapparates von Neomenia der sichere Boden zuverlässiger Beobachtungen noch fehlt, kann jedenfalls das wenige darüber bis jetzt bekannte nicht im Stande sein irgendwie die nahen Beziehungen von Neomenia und Chiton, oder im weiteren Sinne die Berechtigung der Ordnung der Amphineuren in Zweifel zu ziehen.

Von besonderem Interesse sind die Mittheilungen von Koren und Danielsen über das bisher nicht näher bekannte Gefässsystem. Es stimmt danach das Herz in Bezug auf seine mediane dorsale Lagerung über dem Darmtractus und der Geschlechtsdrüse mit demjenigen von Chiton überein, was auch bezüglich der Beschaffenheit und der Lagerung der grossen venösen und arteriellen Gefässstämme gilt. Die Niere wird von Koren und Danielsen nicht erwähnt. Vielleicht, dass sie nicht übersehen sondern nur unrichtig gedeutet, etwa (als »Eiweissdrüse«?) dem Geschlechtsapparat zugerechnet worden ist. Hier sind wie beim Geschlechtsapparate weitere Untersuchungen abzuwarten.

Auf einen Punct muss ich hier noch näher eingehen. Koren und Danielsen geben als synonym zu Neomenia an: Vermiculus crassus) Dalyell 1853 und Solenopus (nitidulus) M. Sars 1868. Den ersteren Namen wollen sie nicht in Anwendung bringen, weil er schon anderweitig vergeben sei, wohl aber sind sie der Meinung, dass letzterem Namen die Priorität gebühre. Ich habe die betreffenden Literaturangaben verglichen und dazu Folgendes zu bemerken. Unter dem Gattungsnamen Vermiculus sind von Dalyell eine Anzahl von, verschiedenen Abtheilungen des Systems, namentlich den

---

[1] Sir John G. Dalyell, The powers of the creator. Vol. II. London 1853. pag. 88.

[2] M. Sars, Forhandl. i Vidensk.-Selsk. i Christiania Aar 1868. Christiania 1869. pag. 257.

Nemertinen und Turbellarien einzureihenden Würmern beschrieben worden, von denen einer, Verm. crassus, von Koren und Danielsen für eine Neomenia angesehen wird. Es scheint mir diese Vermuthung nicht unbegründet, doch dürfte es ohne Vergleichung des Originalexemplares in Folge der ungenügenden Beschreibung nicht möglich sein zu ermitteln, was denn Vermiculus crassus sei, zumal das einzige Individuum, das lebend gefangen wurde und dessen »form was extremely variable« sich befand »in a feeble state and possibly hading suffered some mutilation«. Selbst wenn daher nicht ohnehin jener von Koren und Danielsen geltend gemachte Umstand im Wege stände, so würde aus den eben mitgetheilten Gründen doch von einer Aufnahme der Gattung Vermiculus Abstand genommen werden müssen. Was nun die Sars'sche Bezeichnung Solenopus nitidulus betrifft, so ist sie lediglich gegründet auf die Anführung dieses Namens in einem Cataloge von Tiefseethieren mit der Angabe »nov. gen. et nov. spec.«, aber ohne jedwede Beschreibung oder Diagnose. Es ist daher dem in der Systematik üblichen Gebrauche entschieden zuwider, wenn Koren und Danielsen dennoch den von ihrem Landsmanne vorgeschlagenen Namen aufrecht zu halten suchen, es kann vielmehr nur die von Tullberg vorgeschlagene Bezeichnung Anspruch auf Annahme erheben. Beiläufig sei hier bemerkt, dass Koren und Danielsen wohl zu geringfügige und zu wenig characteristische Merkmale benutzen, wenn sie nach der absoluten Länge und Dicke des Thieres, der Form des Hinterendes, der mehr oder minder deutlichen Ausbildung eines Kieles und der Gestalt der Stacheln nicht weniger als 7 Species von Neomenia unterscheiden, die andere Forscher vielleicht nicht ohne guten Grund alle in eine einzige Species vereinen würden.

Die Untersuchungen Graffs beziehen sich vorzugsweise auf das Nervensystem, bezüglich dessen es ihm gelungen ist in wichtigen Puncten die Angaben Tullberg's zu ergänzen. Das Centralnervensystem von Neomenia besteht danach aus einem über dem Schlunde gelegenen »oberen Ganglion«, von dem zwei dicke Stämme abgehen. Der eine von ihnen geht an den Schlund, verbindet sich unter ihm mit dem der anderen Seite und bildet so einen besonderen, erst von Graff entdeckten Schlundring. Der zweite aus dem »oberen Ganglion« nach unten tretende starke Stamm schwillt bald in ein besonderes Ganglion an, das »seitliche Ganglion«, von welchem der primäre Pedalnerv und der primäre Pallialnerv, oder der ventrale und der laterale Längsnervenstamm, wie Graff sie nennt, ent-

springt. Die primären Pedalnerven sind durch Quercommissuren unter einander verbunden. Die beiden primären Pallialnerven vereinigen sich am hinteren Ende in einem »Kiemenganglion.«

Vergleichen wir nun das Nervensystem von Chiton mit demjenigen von Neomenia, so entspricht der bei letzterer Gattung jetzt von Graff aufgefundene Schlundring offenbar demjenigen, welcher bei Chiton durch die Subpharyngealcommissur gebildet wird. Man wird daher die Commissur, welche diesen Schlundring bildet, auch bei Neomenia als Subpharyngealcommissur zu bezeichnen haben, und hat als einzigen Unterschied dabei nur zu notiren, dass es an ihr bei Neomenia nicht wie bei Chiton zur Bildung eines Subpharyngealganglion gekommen ist. Ich hatte früher die Vermuthung ausgesprochen, diese Commissur werde auch bei Chaetoderma nicht fehlen, sondern nur schwer nachzuweisen sein. Graff hat nun diesen Punct an neuem Material sorgfältig geprüft und die Verhältnisse dabei in der That so gefunden (l. c. p. 568) wie es die Speculation hatte erwarten lassen. Es findet sich auch bei Chaetoderma ein Schlundring, von dem es mir jedoch nach den kurzen Angaben Graff's nicht sicher ist, in welcher Weise er mit demjenigen von Neomenia zu vergleichen. Es ist namentlich nicht klar, ob nicht auch bei Chaetoderma, sich die Subpharyngealcommissur findet, ob sie in dem einen Schlundringe mit enthalten ist oder ob sie bei Chaetoderma ganz fehlt. Wäre letzteres der Fall, und ich muss Graff's Angaben so verstehen, da er die Subpharyngealcommissur als »secundären Nervenring« bezeichnet, so würde das Nervensystem von Chaetoderma darin demjenigen der Muscheln gleichen, und die »Unterschlundganglien« von Chaetoderma wären den Pedalganglien der Muscheln homolog. Den Muscheln fehlt die Subpharyngealcommissur, welche dagegen bei zahlreichen Arthrocochliden noch nachweisbar ist.

Am hinteren Körperende hängen bei allen Amphineuren die beiden primären Pallialnerven unter einander zusammen, wobei es bei Neomenia und Chaetoderma zur Bildung eines Kiemenganglion kommt. Als eine besondere, nur bei Chaetoderma beobachtete Bildung erscheint die Verschmelzung des Hinterendes des primären Pedalnerven mit dem primären Pallialnerven. Auch bei den Muscheln sind die primären Pallialnerven, die bei ihnen als Cerebrovisceralcommissuren bezeichnet werden, hinten unter einander in Verbindung, und sind in ihren Verlauf hinten die Visceralganglien eingelagert. Obschon somit, sowohl bei Muscheln wie bei Amphineuren und einem Theile der Arthrocochliden die beiden primären

Pallialnerven hinten untereinander zusammenhängen, so ist es doch fraglich wie weit darin eine allgemein verbreitete resp. auf Vererbung hinweisende Einrichtung vorliegt. Denn bei den Muscheln liegen die Visceralganglien und das Hinterende der primären Pallialnerven unter dem Enddarme, bei den Amphineuren über ihm, was wohl kaum anders zu verstehen sein dürfte als so, dass eben die Queranastomose in den verschiedenen Gruppen selbstständig zu Stande gekommen sei.

Bezüglich des Vordertheiles des Centralnervensystems gestalten sich die Verhältnisse folgendermassen. Bei Chiton enthält der über dem Schlunde gelegene Suprapharyngealstrang ebenso wie die primären Pedal- und Pallialnervenstämme, sowohl Nervenfasern wie Ganglienzellen. Ich habe das in meinem citirten Werke an der Stelle wo es stehen muss (p. 44) deutlich gesagt. Es ist daher nur ein Zeichen der Flüchtigkeit, mit welcher SEMPER[1] mein Buch durchgesehen hat, wenn er seinem Befremden darüber Ausdruck verleiht, dass ich dieses Verhältniss ganz übersehen habe. Weitere Belege für die Oberflächlichkeit, mit der SEMPER bei seiner Kritik meines Werkes zu Wege gegangen, werde ich an anderer Stelle[2] geben. Hier will ich nur bemerken, dass ich die Angaben SEMPER's über das Nervensystem von Peronia und Veronicella Vaginulus für falsch erklären muss. Das von mir angeblich übersehene Strickleiternervensystem von Vaginulus existirt, wenn nicht die von SEMPER untersuchte Species unerhört von Veronicella Sloanii abweicht, nur in der Vorstellung von Herrn SEMPER. Von primären Pallial- und Pedalnerven ist bei jenen Nephropneusten so wenig wie bei anderen Ichnopoden die Rede! Ich habe an neuem Material von Veronicella und Peronia neuerdings meine früheren Untersuchungen geprüft und mich dabei von ihrer Richtigkeit überzeugen können, wie ich später in einer Abhandlung zur Ichnopodenanatomie darthun werde. Ich halte daher meine früher gemachten Angaben gegen SEMPER aufrecht, sowohl bezüglich des Nervensystems von Peronia und Veronicella, als hinsichtlich der Niere derselben, in welcher SEMPER die massenhaft vorhandenen »wohlbekannten Harnconcremente« nicht auffinden konnte.

Bei Chiton enthält also der Suprapharyngealstrang sowohl Ner-

---

[1] C. SEMPER, Einige Bemerkungen über die »Nephropneusten« v. IHERING's. Arbeiten a. d. zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. III. 1877. pag. 481.

[2] Sitzungsberichte der physik.-med. Soc. zu Erlangen. Juni 1877.

venfasern wie Ganglienzellen, ohne dass es zur Ansammlung der letzteren in besonderen Ganglien gekommen wäre. Bei Neomenia findet sich in ihm ein grosses über dem Schlunde gelegenes unpaares Ganglion und jederseits ein seitliches Ganglion an der Stelle wo der primäre Pallialnerv und der primäre Pedalnerv sich trennen. Bei Chaetoderma ist letzteres, d. h. das seitliche Ganglion, nicht vorhanden, resp. dieselben sind in der bedeutend umfangreicheren oberen Ganglienmasse mit enthalten.

Durch die im Vorhergehenden mitgetheilten Thatsachen gestalten sich die Beziehungen zwischen den als Amphineuren zusammengefassten Würmern zu weit innigeren als sie es schon seither waren. Auch Graff hat dieser Ueberzeugung Ausdruck verliehen, in der er u. a. auch dadurch bestärkt worden ist, dass er bei Chaetoderma am Hinterende des Körpers eine rudimentäre Fusssohle (Bauchfurche) nachweisen konnte, von der es zunächst freilich nicht klar ist, ob sie ein in progressiver oder in regressiver Metamorphose begriffenes Organ repräsentirt. Ich kann hier hinzufügen, dass auch das Studium des Urogenitalsystems die zuerst durch das Nervensystem gewonnenen neuen Anschauungen in evidenter Weise bestätigt, indem die bei den Muscheln besonders deutliche Duplicität der Niere und des Ausführapparates der Geschlechtsorgane nicht nur bei Amphineuren und Solenoconchen, sondern auch bei den niederst stehenden Arthrocochliden noch nachweisbar ist, wie ich demnächst zeigen werde. Hier möchte ich nur noch einer ganz merkwürdigen Entdeckung gedenken, die gleichfalls wieder eine Brücke mehr zwischen Amphineuren, Arthrocochliden und Muscheln schlägt. Ich habe früher nachgewiesen, dass die echten in der Kiemenhöhle gelegenen Kiemen, die sog. »Cervicalkiemen« der Arthrocochliden morphologisch nicht in Beziehung gesetzt werden dürfen zu den unter dem Mantelrande gelegenen sog. »Epipodialkiemen« von Patella. Weit davon entfernt, dass die bei Patella mangelnde Cervicalkieme ihr morphologisches Aequivalent in der Epipodialkieme fände — es gibt Patelloideen, bei denen beide Kiemenformen nebeneinander angetroffen werden — ist vielmehr der Mangel der Cervicalkieme bei Patella als ein erworbener anzusehen, und sind phylogenetisch die Patelliden von Tecturiden abzuleiten. Zu diesem durch die Paläontologie bestätigten Resultate ist neuerdings, und unabhängig von mir auch Dall[1]), der beste Kenner der Patelloideen, gekommen. Die Epi-

[1]) W. H. Dall, Scientific Results of the Exploration of Alaska 1865 bis 1874) Vol. I. Washington Smithson. Inst. 1876. pag. 35—43.

podialkieme, die bekanntlich auch bei Chiton sich findet, erscheint somit als ein von Amphineuren auf die Patelloideen übergegangenes Gebilde. Um so interessanter muss es sein, dass ich nun in der Lage bin, auch bei einer der phylogenetisch am niedersten stehenden Abtheilungen der Muscheln, bei den Mytilaceen, die Epipodialkieme nachzuweisen. Sie stimmt nach Bau und Lagerung überein mit derjenigen von Chiton und Patella, unterscheidet sich aber dadurch, dass sie in doppelter Zahl auftritt. Doch zeigt die Beziehung der inneren Epipodialkieme zum primären Pallialnerven und zur Genitalpapille, dass sie es ist, welche der einzigen bei jenen Gattungen vorhandenen entspricht. Die Genitalpapille liegt bei Mytilus in der Verlängerung der inneren Epipodialkieme, bei Dactylus aber in ihr, genau wie bei Chiton. Am constantesten erscheint die innere Epipodialkieme, während die äussere öfters verkümmert ist, wie z. B. bei Dactylus appendiculatus Phil. — Uebrigens erscheint auch bei den Mytilaceen die Epipodialkieme als ein in der Rückbildung begriffenes Organ, das z. B. bei Mytilus exustus L., meridionalis Krauss und pictus Born ganz fehlt. Bei dem gemeinen Mytilus edulis L. resp. auch galloprovincialis Lam. sind die beiden längs der Kiemenbasis in dem Winkel zwischen Abdomen und Mantel fixirten Epipodialkiemen so deutlich, dass es kaum zu verstehen ist wie sie bis jetzt unbekannt bleiben konnten. Die Ausdehnung meiner im verflossenen Winter in Kopenhagen angestellten, die Anatomie der Muscheln betreffenden Untersuchungen über ein ganz ausserordentlich reiches Material enthält die Bürgschaft dafür, dass die Verbreitung der Epipodialkieme der Muscheln keine weitere als die hier von mir hervorgehobene ist.

Erlangen, den 25. April 1877.

# Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

---

## Dritter Theil.

---

Mit Tafel VI—VIII.

Seit zwei Jahren bin ich weiter bemüht gewesen in die Umbildung, welche das thierische Ei bei der Reife und bei der Befruchtung erfährt, neue Einblicke zu gewinnen und Erscheinungen sicher zu stellen, die zur Zeit noch der Controverse unterworfen sind. So habe ich denn auch einen halbjährigen Aufenthalt in Messina zum Theil benutzt, um eine grössere Anzahl von Thierarten, verschiedene Cölenteraten, Würmer, Echinodermen und Mollusken in der angedeuteten Richtung zu untersuchen.

Von den zahlreichen Objecten, mit denen ich bei diesen fortgesetzten Studien bekannt geworden bin, hat sich mir als eines der geeignetsten und am leichtesten zu handhabenden das Ei von Asteracanthion erwiesen, auf welches durch v. Beneden und Greeff die Aufmerksamkeit gelenkt worden war. Ich konnte hier vom Schwund des Keimbläschens bis zur Bildung des Furchungskerns Schritt für Schritt alle Veränderungen am lebenden Ei verfolgen und durch Behandlung mit verschiedenen Reagentien die einzelnen Stadien fixiren und genauer untersuchen, wie es mir in der Weise in keinem anderen Falle möglich war. Ich habe daher hier die vollständigste Umwandlungsreihe erhalten und sehe mich deshalb veranlasst, gleich an die Spitze dieser Darstellungen meine an Asteracanthion gesammelten Beobachtungen zu stellen und denselben die an anderen Objecten gewonnenen Resultate in einem zweiten Abschnitte nach-

folgen zu lassen. In letzterem werde ich hauptsächlich die Frage zu beantworten haben, in wie weit die bei Asteracanthion beobachteten Vorgänge im Thierreich verbreitet sind und in wie weit dieselben Abänderungen erfahren können.

## I. Abschnitt.

### An Seesternen angestellte Beobachtungen.

Im verflossenen Jahre veröffentlichten gleichzeitig v. Beneden und Greeff die interessante Thatsache, dass bei Asteracanthion rubens die Eier, welche der Reife nahe stehen, wenn sie aus den Ovarien in das Meerwasser entleert werden, ihr Keimbläschen verlieren. Nach Greeff[1] bleibt bei der Auflösung desselben der Keimfleck erhalten, er durchwandert amöbenartig den Dotter und theilt sich bald darauf in die Kerne der beiden ersten Furchungskugeln. Nach v. Beneden[2] dagegen löst sich auch der Keimfleck auf, nachdem er eine Reihe von Veränderungen erlitten hat. Zunächst vereinigen sich die in ihm eingebetteten zahlreichen Vacuolen zu einer einzigen central gelegenen, dann erhält der Keimfleck eine höckrige Oberfläche und zerfällt alsbald in eine grosse Anzahl von Fragmenten, die sich im ganzen Inhalt des Keimbläschens ausbreiten. Von diesen Theilstücken ist eines, welches die centrale Vacuole einschliesst, grösser als die übrigen; auch bleibt es, während die kleinen Stücke quellen und sich endlich der Beobachtung entziehen, noch einige Zeit sichtbar und verschwindet erst später. Wenn durch vollständige Auflösung des Nucleolus das Keimbläschen ganz homogen geworden ist, zerreisst nach v. Beneden die Kernmembran an einer dem Eicentrum zugewandten Stelle und es tritt ein Theil des von ihr umschlossenen Inhalts in Form eines hellen Tropfens aus. Weiterhin löst sich die Membran im Kernsaft auf, es entsteht ein heller unregelmässig begrenzter Fleck, der kleiner und kleiner und bald unsichtbar wird. Dann treten nach einiger Zeit zwei Richtungskörper aus dem Ei aus. Um die bei Asteracanthion und die bei Säugethieren gewonnenen Beobachtungen in

---

[1] Greeff. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. 1876. Nr. I. pag. 34—35.

[2] v. Beneden, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. Bulletin de l'Académie royale de Belgique 2me série T. LXI Nr. 1. 1876.

Einklang zu bringen, stellt v. Beneden die Hypothese auf, dass bei einigen Thieren zur Reifezeit des Eies gewisse Bestandtheile des Keimbläschens auf directem Wege ausgestossen würden, bei anderen (Asteracanthion) aber erst nach einer vorausgegangenen Auflösung im Dotter. Zwischen Keimbläschen und Eikern besteht für v. Beneden kein Zusammenhang.

In einer zweiten Mittheilung bestätigt Greeff[1]) die Angaben v. Beneden's, dass der »primitive Keimfleck dem Auge schliesslich vollständig entschwindet«, doch will er auf der andern Seite die Annahme nicht ausgeschlossen wissen, dass »der Keimfleck dennoch persistirt, aber so undeutlich wird, dass er in der ihm rücksichtlich der Lichtbrechung fast gleichartigen homogenen Grundsubstanz des Dotters nicht mehr zu bemerken ist«.

In meiner zweiten Schrift[2]) über die Ei-Entwicklung habe ich mich gegen die Deutungen, welche v. Beneden seinen Beobachtungen gegeben hat, erklärt und gestützt auf Befunde bei Nephelis die Vermuthung ausgesprochen, dass bei Asteracanthion der Zerfall des Keimflecks in Granula und sein späteres Verschwinden, nicht ein Zeichen der vollständigen Kernauflösung sei, sondern wie bei Nephelis mit der Umwandlung in eine Spindel in Zusammenhang stehe. Im Anschluss an diese Vermuthung habe ich eigene Untersuchungen an Asteracanthion im November und December 1876 angestellt und die hier erhaltenen Resultate in einer vorläufigen Mittheilung[3]) in diesem Jahrbuch veröffentlicht.

Fast gleichzeitig (Januar 1877) hat Fol[4]) dasselbe Object bearbeitet und in den Comptes rendus darüber vorläufig berichtet. Auf seine Angaben werde ich im Laufe meiner Darstellung näher eingehen.

## A. Die Reifeerscheinungen am Ei der Seesterne.

Wie bei den Holothurien und Echiniden ist bei Asteracanthion

---

[1]) Greeff, Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförd. d. gesammten Naturw. zu Marburg. 1876. No. 5.

[2]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil II. Dieses Jahrbuch. Bd. III.

[3]) Oscar Hertwig, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Dieses Jahrbuch. Bd. III pag. 271—279. (Datirt vom Ende Februar 1877.)

[4]) H. Fol, Sur le premier développement d'une Étoile de mer. Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. 19 février 1877.

das Ei im Ovarium von einer 7,5 μ breiten durchsichtigen gallertartigen Schicht eingehüllt, welche ich mit v. Beneden der Zona pellucida der Säugethiereier vergleiche Taf. VIII, Fig. 14). Die Schicht ist von radiär gestellten feinen Fädchen durchsetzt, in welche glänzende Körnchen eingebettet sind. Hierdurch erhält sie bei schwächerer Vergrösserung ein feinstreifiges Aussehen. Auf ihrer Oberfläche wird sie von glatten Zellen bedeckt, deren Kerne auf dem optischen Durchschnitt leicht wahrzunehmen sind. Am völlig reifen Ei schwindet diese Zone. Die Zellen auf ihrer Oberfläche lösen sich zuerst ab. Die Gallerte quillt und die radiären Streifen gehen verloren. Der Dotter wird jetzt auf seiner Oberfläche nur noch von einer zarten homogenen Membran überzogen, wohl der innersten Schicht der radiär gestreiften Zone.

Das central gelegene Keimbläschen von 50 μ Grösse zeigt ausser dem einfachen Keimfleck in seinem Inhalt ein feines protoplasmatisches Fadennetz, das von v. Beneden hier zuerst beobachtet worden ist. Vor der Reife rückt das Keimbläschen bis nahe an die Oberfläche des Eies, wo es noch von einer mehr oder minder dicken Dotterschicht bedeckt bleibt (Taf. VI, Fig. 1). Es verliert hier das Fadennetz und die frühere glatte Beschaffenheit seiner Oberfläche, indem hie und da seine Membran Einbuchtungen erhält.

Der 15 μ grosse Keimfleck enthält meist eine Anzahl kleiner Vacuolen und wird, worauf ich schon in der vorläufigen Mittheilung besonders aufmerksam gemacht habe, von zwei verschiedenen Substanzen zusammengesetzt. Schon im frischen Zustand lassen sich dieselben durch eine verschiedene Lichtbrechung unterscheiden (Taf. VI, Fig. 1), deutlicher treten sie indessen erst bei Anwendung von Reagentien hervor. Wenn man Eier mit 1 % Osmiumsäure 1—2 Minuten behandelt und mit verdünntem Beale'schen Carmin schwach und vorsichtig färbt, so wird ein Theil des Keimflecks früher und stärker tingirt als der übrige. Die stärker gefärbte Substanz bildet den kleineren Theil (Taf. VIII, Fig. 2) und liegt entweder als Höcker oder Scheibe dem grösseren blasseren Theil auf oder wird rings von diesem umschlossen. Sehr deutlich tritt der Unterschied auch an Präparaten hervor, die in ammoniakhaltigem Beale'schem Carmin in Folge der Ammoniakwirkung gequollen sind. Hier findet man den grossen schwach gefärbten Theil beträchtlicher vergrössert als den kleineren, der mehr Resistenz besitzt und daher jetzt durch seine dunklere Färbung sich doppelt scharf abgrenzen lässt. Ferner ist eine Verschiedenheit der beiden Substanzen bei

der Einwirkung von Säuren nachzuweisen. So quillt zum Beispiel in stärkeren Essigsäuren (2—4 %) der an Masse überwiegende Theil und wird ganz durchsichtig, der andere Theil dagegen gerinnt gleich stark glänzend.

Die am Keimbläschen zur Zeit der Reife eintretenden Veränderungen lassen sich hier, wie es bei wenigen Objecten möglich ist, leicht im Zusammenhang verfolgen. Schüttelt man aus einem prall gefüllten Ovarium die sich von selbst ablösenden Eier in Meerwasser aus, so tritt bei dem grössten Theil derselben die Reife fast zu gleicher Zeit ein. Meist innerhalb einer Stunde ist der völlige Schwund des Keimbläschens beendet. Den ganzen Vorgang kann man unter dem Mikroskop an ein und demselben Object, bei Anwendung starker Vergrösserung verfolgen und empfiehlt es sich hierbei, wenn man recht deutliche Bilder erhalten will, die Eier vorsichtig einem ganz geringen Druck auszusetzen.

Die ersten Veränderungen sind an dem das Keimbläschen einhüllenden Protoplasma zu bemerken (Taf. VI, Fig. 2). Dasselbe dringt als ein kleiner Höcker (*P*) in das Innere des Keimbläschens ein, und zwar an dem der Oberfläche des Eies zugewandten Pole, den ich in der Folge den oberen nennen werde. — Die Spitze des Höckers umschliesst eine lichte, von Dotterkörnchen freie Stelle und entsendet langgestreckte Protoplasmaerhebungen, die in der oberen Wand des Keimbläschens radienartig nach allen Seiten wie Gebirgskämme von einem centralen Gipfel ausstrahlen (Taf. VI, Fig. 3). Am besten erhält man dieses Bild, wenn man das Keimbläschen vom oberen Pol aus betrachtet.

Bald nachdem der Protoplasmahöcker entstanden und tiefer eingedrungen ist, etwa nach 15—20 Minuten (ich werde immer von dem Zeitpunct an rechnen, wo das Ei aus dem Ovarium in das Meerwasser entleert wurde), beginnt auch der Nucleolus sich zu verändern. Durch den Schwund der in ihm enthaltenen zahlreichen kleinen Vacuolen nimmt er eine fast völlig homogene Beschaffenheit an. Nach kurzer Zeit taucht in seiner Mitte eine einzige grosse Vacuole (*V*) auf. Dieselbe umschliesst einen soliden runden Körper (*a*) und wird von diesem soweit ausgefüllt, dass zwischen beiden Bildungen nur ein schmaler Zwischenraum übrig bleibt (Taf. VI, Fig. 2).

Aber auch dieses Bild ist nur von kurzem Bestand. Etwa eine halbe Stunde nach der Ablage der Eier verändert der Keimfleck sowohl seine Lage im Keimbläschen, als auch seine äusseren Um-

risse und ist daher bald mehr bald weniger deutlich sichtbar. Plötzlich verschwindet die in ihm gelegene Vacuole mit ihrem kugligen Körper unter dem Auge des Beobachters. In Folge dessen hat der Keimfleck an Volum bedeutend verloren. Seine geschrumpfte Oberfläche ist zuweilen noch an der Stelle, wo sich früher die Vacuole befand, trichterförmig vertieft (Taf. VI, Fig. 4).

Während dieser Veränderungen erscheint in dem oben erwähnten Protoplasmahöcker eine kleine Strahlenfigur und bald darauf neben derselben eine zweite Taf. VI, Fig. 4,. Es entsteht so das Bild eines Doppelsterns, welches wir bei der Zelltheilung schon kennen gelernt haben. Das Keimbläschen, der Rest des Keimflecks und der kleine Doppelstern verändern sich von hier ab gleichzeitig Taf. VI, Fig. 5,. Das Keimbläschen beginnt stärker und rascher zu schrumpfen, indem wahrscheinlich sein flüssiger Inhalt in das umgebende Protoplasma diffundirt. Dieses dringt von allen Seiten gegen das Innere des Keimbläschens vor und faltet dessen Membran an zahlreichen Stellen ein. Ebenso nimmt der Keimfleck an Volum beständig ab. Zum Beleg gebe ich die Zahlen, welche ich in einem Falle bei vorgenommener Messung erhalten habe. Nach 25 Minuten von der Eiablage an gerechnet maass der Keimfleck bei einem Ei 12,6 μ. nach 30 Minuten 10,8 μ, nach 35 Minuten 9,0 μ und nach 40 Minuten nur noch 7,0 μ. Während der Keimfleck schrumpft, nimmt der Doppelstern an Grösse zu. Die körnchenfreien Centren der Strahlungen verbreitern sich und hängen durch ein bandförmiges Verbindungsstück unter einander zusammen. Die Strahlen selbst sind deutlicher geworden und dehnen sich auf ein grösseres Gebiet aus. Das Gebilde verändert zugleich auch seinen Ort, es entfernt sich von dem schrumpfenden Keimbläschen, steigt bis an die Oberfläche des Dotters empor, und kommt hier so zu liegen, dass seine Längsachse in die Richtung eines Eiradius fällt Taf. VI, Fig. 7.

Etwa eine Stunde nach der Ablage der Eier erhält man daher meist folgendes Bild (Taf. VIII, Fig. 6): an der Oberfläche liegt in einem Radius des Eies ein Doppelstern und in einiger Entfernung unter ihm ein kleiner unregelmässig begrenzter Fleck, das geschrumpfte Keimbläschen, dessen Membran jetzt nicht mehr zu erkennen ist. In der lichten Stelle ist zuweilen noch ein homogenes Korn, ein Ueberbleibsel des Keimflecks, zu erblicken. Nach einer weiteren halben Stunde sind auch diese letzten Theile des Keimbläschens verschwunden, so dass jetzt das Ei eine gleichmässige

Dottermasse mit einem kleinen peripher gelegenen Doppelstern bildet (Taf. VI, Fig. 7, Taf. VIII, Fig. 7).

In die Vorgänge, die ich am lebenden Objecte oftmals verfolgt habe, erhielt ich weitere Aufschlüsse durch Anwendung von Reagentien, von denen Osmiumsäure und Essigsäure von mir besonders in Gebrauch gezogen wurden. Dies geschah in zweierlei Weise. Da die Eier in das Meerwasser gebracht, sich fast gleichzeitig entwickeln, so stellte ich mir einmal vollständige Entwickelungsreihen dadurch her, dass ich in Intervallen von 5 oder 10 Minuten eine Anzahl Eier im Uhrschälchen mit dem Reagens übergoss. Zweitens reagirte ich auf dem Objectträger, indem ich einen Tropfen der Säure an den Rand des Deckgläschens brachte und ihre Einwirkung auf das im lebenden Zustand vorher beobachtete Ei verfolgte. Die Osmiumsäure wandte ich in der Stärke von 1 % an, entfernte sie nach 2—3 Minuten und brachte darauf die Eier in eine Beale'sche Carminlösung. Essigsäure benutzte ich in Concentrationen von $^1/_2$—2%. Da die Eier hierbei dunkeln, ist eine Aufhellung von Vortheil. Ich erreichte sie durch Anwendung eines stark mit Wasser verdünnten Glycerin's (einige Tropfen Glycerin auf ein Uhrschälchen mit Wasser), schonender wirkt und ist daher mehr zu empfehlen ein Gemisch von Wasser, Alkohol und Glycerin. Je nach dem Object und dem Grad der beabsichtigten Aufhellung habe ich dies Gemisch in verschiedenen Verhältnissen angewandt und zwar für die Eier von Asteracanthion 2 Theile Alkohol, 1 Theil Glycerin und 1 Theil Wasser. Bei Anwendung dieses Gemisches blieben die Schrumpfungserscheinungen ganz aus, welche das schwer diffundirende Glycerin, auch wenn es mit Wasser verdünnt ist, hervorruft.

Für die Veränderungen am Keimfleck liefert die besten Resultate die Osmiumbehandlung. Wenn man Eier auf dem Stadium, wo im Keimfleck die centrale Vacuole erscheint (Taf. VI, Fig. 2), abtödtet und mit Beale'schem Carmin schwach färbt, so wird man auf das deutlichste wahrnehmen, wie ein solider Körper fast vollständig den Binnenraum der Vacuole ausfüllt. Der Körper (*a*) tingirt sich weit stärker als die ihn auf dem optischen Durchschnitt ringförmig umgebende Substanz (*b*) (Taf. VIII, Fig. 5). Er entspricht mithin dem kleineren der zwei Theile, die schon am Keimfleck des unreifen Eies unterschieden werden konnten.

Von hier ab gewinnt man durch Reagentienbehandlung eine Reihe von Bildern, die im frischen Zustand nicht beobachtet werden konnten. Sie gehören den schon weiter vorgeschrittenen Stadien

an, wo die centrale Vacuole zu verschwinden, der Keimfleck undeutlich zu werden und an Volum zu verlieren beginnt. Die von mir erhaltenen Befunde stelle ich hier so zusammen, wie sie sich naturgemäss auf einander folgen müssen.

Der in der Vacuole eingeschlossene Kerntheil verlängert sich in eine kleine Spitze und nimmt hierdurch eine birnförmige Gestalt an (Taf. VIII, Fig. 18 *a*). Dadurch, dass das Spitzchen wächst, geht der birnförmige Körper in einen mehr keulenförmig beschaffenen über (Taf. VIII, Fig. 13 *a*, Fig. 18 *b*, Fig. 1). Dieser endlich wandelt sich in ein langes, dünnes Stäbchen um, welches von Stelle zu Stelle perlschnurartig Anschwellungen trägt Taf. VIII, Fig. 13 *b*. Die Lage des Stäbchens im Keimbläschen ist eine genau bestimmte, denn es ragt mit seinem einen Ende durch eine Oeffnung in der Vacuolenrinde über die Oberfläche des Keimflecks hervor, reicht in den früher beschriebenen Protoplasmahöcker hinein und bildet hier den Mittelpunct der schon am lebenden Object beobachteten Strahlenfigur (Taf. VIII, Fig. 1 u. Fig. 13).

Auch die andere Substanz des Nucleolus — die Vacuolenrinde — erleidet in ihrer Form Veränderungen. Während der Keimfleck früher mehr kuglig beschaffen war, zeigt er jetzt an den mit Osmiumsäure behandelten Objecten, wie aus den auf Tafel VIII dargestellten Figuren 5 und 13 zu ersehen ist, eine unregelmässige, buchtige Oberfläche. Zuweilen wird durch die schwächer gefärbte Substanz das in den Protoplasmahöcker hineinragende Stäbchen eine Strecke weit scheidenartig bekleidet (Taf. VIII, Fig. 1, Fig. 13 *a*, *c*). An einem Asteracanthion, von dem ich mir eine Reihe von Entwicklungsstadien verschaffte, waren die Formveränderungen der quellbareren Substanz in ganz aussergewöhnlicher Weise eingetreten. Der Keimfleck hatte eine stark höckrige Oberfläche erhalten, so dass er in einen Haufen einzelner Granula zerfallen zu sein schien (Taf. VIII, Fig. 18 *a b*, Fig. 19 *a*). Bei einzelnen Präparaten entsprangen von den Höckern feine Fädchen, die nach dem Orte, wo der Protoplasmafortsatz in das Keimbläschen eingedrungen war, hingerichtet waren.

Die eben beschriebenen Veränderungen der beiden Substanztheile des Keimflecks vollziehen sich etwa im Zeitraum von 10 Minuten und führen dann weiterhin zu der am lebenden Ei beobachteten Schrumpfung des Keimflecks. Hierbei lässt sich durch Behandlung mit Reagentien Folgendes feststellen.

An dem freien Ende des Stäbchens, da wo es in den Protoplas-

mahöcker hineinragt und den Mittelpunct einer Strahlung bildet, treten einzelne Körnchen auf und ordnen sich kreisförmig an (Taf. VIII, Fig. 13*c*). Sie bestehen aus Kernsubstanz und haben sich daher offenbar von dem Stäbchen selbst abgelöst. Dieses schwindet durch Fortschreiten des Ablösungsprocesses endlich vollständig, und wird hierdurch eine örtliche Trennung der beiden Substanzen des Keimflecks herbeigeführt. Der kleinere und weniger quellbare Substanztheil ist in das Protoplasma übergewandert und bildet hier einen Körnchenkreis (Taf. VIII, Fig. 18*c*), der andere Theil dagegen, der oft noch die Höhlung erkennen lässt, aus welcher das stabförmige Gebilde austrat (Taf. VIII, Fig. 19*b c*), liegt im Keimbläschen, ob vollständig oder nicht, muss dahin gestellt bleiben, da manche Bilder für die Ansicht sprechen, dass von der quellbareren Substanz sich jetzt gleichfalls schon Partikelchen ablösen und nach dem homogenen Fleck im Protoplasmahöcker überwandern.

An die durch Reagentienbehandlung erhaltenen wichtigen Befunde schliessen sich unmittelbar die im frischen Zustand beobachteten Bilder an, wo neben der ersten Protoplasmastrahlung eine zweite erscheint und die so gebildete Doppelstrahlung sich vergrössert, während der Rest des Keimflecks an Volum abnimmt (Taf. VI, Fig. 4 und 5, Taf. VIII, Fig. 3, 4 und 6).

Zum Studium dieser Veränderungen ist 2 % Essigsäure besonders zu empfehlen. Es lässt sich mit Hülfe derselben der Nachweis führen, dass zwischen den beiden Strahlungen ein fasriger Körper liegt. Die anfangs schwer erkennbaren Fasern desselben treten später, wenn der Keimfleckrest mehr geschwunden ist, deutlicher hervor und bilden dann die Richtungsspindel, wie sie von Bütschli zuerst erkannt worden ist. Die Figuren 3, 4 u. 6 auf Tafel VIII veranschaulichen uns diese Stadien. In Folge der Essigsäureeinwirkung hat sich in der Flüssigkeit des Keimbläschens ein dunkelkörniger Niederschlag gebildet. Die Kernmembran Fig. 3 u. 4 ist zusammengefaltet und tritt deutlicher als im frischen Zustand hervor. Nur an der Stelle, wo der Protoplasmafortsatz und der spindelförmige Körper liegt, ist die Membran aufgelöst. In Figur 6 ist ein weiter vorgeschrittenes Stadium dargestellt. Die Kernmembran ist ganz geschwunden, vom Nucleolus bemerkt man noch einen kleinen Rest und ebenso von der Grundsubstanz des Keimbläschens noch etwas dunkelkörnige Masse, die sich noch nicht mit dem umgebenden Protoplasma gemischt hat. In Fig. 7 endlich ist allein noch die peripher gelegene Spindel wahrzunehmen, deren Fasern breiter

geworden sind und sich daher von der Umgebung deutlicher abgrenzen lassen. Eine mittlere Körnchenzone konnte ich in ihr bei Essigsäurebehandlung meist nicht zur Anschauung bringen. Dagegen tritt eine solche an Osmiumcarminpräparaten deutlich hervor Taf. VIII, Fig. 15 . Gleichzeitig zeigt die Figur 7 noch einen interessanten Befund, den ich zufälliger Weise an mehreren Objecten erhielt. An Eiern, die in stark verdünntes Glycerin zur Aufhellung gebracht worden waren, hatte sich die Membran vom Dotter abgehoben. Nur an der Stelle, wo die Spindel an die Peripherie grenzte, wurde ihre vollständige Ablösung durch ein Bündel von Protoplasmafäden verhindert, die von der Spitze der Spindel entsprangen und radienartig divergirend mit ihrem peripheren Ende an die Innenseite der Membran festgeheftet waren. Durch das eingeschlagene Verfahren waren also die von der peripheren Spindelspitze ausstrahlenden Protoplasmafäden vollständig isolirt worden, indem die durch Diffusion vom Dotter entfernte Membran die an ihr festhaftenden Fädchen eine Strecke weit mit emporhob.

Auf die Bildung der Spindel folgt eine kleine Ruhepause. Dann beginnt 2—2½ Stunde nach der Eiablage die Hervorknospung der Richtungskörper, die ich am lebenden Objecte wieder in Zusammenhang habe verfolgen können Taf. VI. Fig. 7, 6, 8, 9, 11, 12, 13 .

Die Doppelstrahlung vergrössert sich durch Anhäufung von homogener Substanz. Dann wölbt sich über die Oberfläche des Dotters ein Protoplasmahügel hervor, welcher die periphere Hälfte der Strahlenfigur umschliesst Fig. 6 . Bald nimmt das Hügelchen eine mehr cylinderförmige Gestalt an und beginnt sich an seiner Basis vom Ei abzuschnüren. Hierbei entstehen auf der Oberfläche des Eies sowohl als auch des Richtungskörpers Furchen, die nach der Einschnürungsstelle zu convergiren Fig. 8 . Der abgeschnürte Richtungskörper bleibt auf der Oberfläche des Eies liegen und plattet sich zu einer kleinen Scheibe ab Fig. 9 . Unmittelbar unter ihm befindet sich die andere Hälfte der Strahlenfigur, die sich im Laufe einer viertel Stunde wieder zu einer Doppelstrahlung umgewandelt hat (Fig. 11 . Es bildet sich jetzt in derselben Weise wie der erste, so auch der zweite Richtungskörper, und wieder bleibt von der Doppelstrahlung die centrale Hälfte in der Dotterrinde zurück (Fig. 12, 13).

Durch Behandlung der Eier mit Reagentien kann auch hier der Nachweis geführt werden, dass sich an den Knospungserscheinungen die Richtungsspindel in der für Nephelis von mir beschriebenen

characteristischen Weise betheiligt (Taf. VIII, Fig. 7—11). Eine abweichende Erscheinung von untergeordneter Bedeutung ist allein darin zu erblicken, dass die Spindel vor Beginn der Knospung an Länge abnimmt, dagegen an Breite gewinnt (vergleiche Taf. VIII. Fig. 6 mit Fig. 7 u. 8). Sie erhält so eine tonnen- oder fassförmige Gestalt wie sie STRASBURGER von manchen Pflanzen beschrieben hat. Daher ist sie auch schwieriger zur Anschauung zu bringen als bei Nephelis und den Gastropoden, hinter deren Richtungsspindel sie überhaupt an Grösse zurückbleibt. Wie bei Nephelis entstehen auch hier während der hügelförmigen Hervorwölbung des Protoplasma in der Spindel zwei Verdichtungszonen, die auseinanderrücken und auf die beiden Theilproducte sich vertheilen. Man erhält daher zuletzt drei Körnchenzonen, je eine in den beiden Richtungskörpern und eine dritte in der Dotterrinde (Taf. VIII, Fig. 11). Diese letztere gibt die Grundlage ab, aus welcher der Eikern sich in folgender Weise entwickelt.

Eine viertel Stunde nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, 3 Stunden nach der Ablage, hat sich die in dem Ei befindliche homogene Stelle, die centrale Hälfte der zweiten Doppelstrahlung, vergrössert und von der Oberfläche etwas entfernt. Es lässt sich jetzt am lebenden Objecte leicht erkennen, wie eine Anzahl kleiner Vacuolen in der homogenen Substanz auftaucht (Taf. VIII, Fig. 12, Taf. VI, Fig. 14). In ihrer Umgebung hat das Protoplasma nach dem Centrum des Eies zu eine strahlige Beschaffenheit angenommen. Die vacuoligen Körper vergrössern sich, die Strahlung in ihrer Umgebung wird deutlicher und dehnt sich auf benachbarte Theile weiter aus. Der Mittelpunct jeder Vacuole wird, wie durch Reagentien festzustellen ist, von einem aus Kernsubstanz bestehenden Korn gebildet. Die einzelnen Vacuolen bleiben nur kurze Zeit von einander getrennt: durch allmälig erfolgende Verschmelzung entsteht nach $3^1/_2$ Stunde eine einzige grössere Vacuole, deren gelappte Oberfläche noch ihren Ursprung aus mehreren andeutet Taf. VI, Fig. 15). In ihrem Innern enthält sie — und dies ist schon am lebenden Objecte ersichtlich — eine Anzahl nucleolusartiger kleiner Körner. Der Eikern, unter welchem Namen ich von jetzt ab, die Vacuole benennen will, ist während seiner Bildung von der Oberfläche mehr nach dem Centrum zu gerückt, wobei die oben beschriebene Strahlung undeutlicher geworden und verschwunden ist. Es verschmelzen jetzt auch die im Innern des Eikerns gelegenen Körnchen zu einem einzigen kleinen Nucleolus, welcher mit Con-

stanz in allen Eiern wahrzunehmen ist Taf. VIII, Fig 20 *a—d*. Taf. VI, Fig. 10'. In diesem Zustand verharrt das Ei, wenn es nicht befruchtet wird, längere Zeit. Die zur Eireife führenden Vorgänge sind hiermit abgeschlossen.

Die von mir ermittelten Thatsachen weichen in vielfacher Hinsicht von den Angaben v. Beneden's ab. Einen Zerfall des Keimflecks in isolirte Stücke und eine Vertheilung und Quellung derselben im Kernsaft, ferner das Austreten eines Theiles vom Inhalt des Keimbläschens in Form eines Tropfens habe ich nicht beobachten können, dagegen haben v. Beneden wie Greeff die Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Substanzen und die Veränderungen, welche dieselben bei der Umwandlung des Keimbläschens erfahren, ferner die Bildung des Protoplasmahöckers, das Auftreten der beiden Strahlungen, die Richtungsspindel, die Entstehungsweise der beiden Richtungskörper und des Eikerns nicht erkannt.

Eine grössere Uebereinstimmung ergibt sich zwischen den vorläufigen Angaben Fol's und meinen Beobachtungen. Fol hat gleichfalls die während der Auflösung des Keimbläschens in seiner Nachbarschaft entstehende Doppelstrahlung wahrgenommen und ihr den Namen Amphiaster beigelegt. Auch sah er in einiger Entfernung von derselben noch einen Rest des Keimflecks. Dagegen hat er über die genaueren Veränderungen des Keimflecks und über die Entstehungsweise der Doppelstrahlung keine Mittheilung gemacht. Auch muss ich ihm entgegentreten, wenn er vermuthet, dass sein Amphiaster sich theile und dass nur eine Hälfte desselben den Richtungskörpern den Ursprung gibt. Fol ist hier offenbar durch seine früheren Mittheilungen über Pteropoden beeinflusst. Endlich ist Fol zu einem dem meinen entgegengesetzten Hauptergebniss gelangt, insofern zwischen Eikern und Keimfleck kein genetischer Zusammenhang bestehen soll. Dass ein solcher aber vorhanden ist, ergibt sich, wie ich glaube, aus dem von mir Schritt für Schritt beobachteten Verlauf der Erscheinungen und den hierdurch ermittelten Uebergangsstadien. Es ist dies ein Punct, auf den ich am Schluss dieser Arbeit zurückkommen werde.

Noch einer wichtigen Literaturangabe habe ich an dieser Stelle zu gedenken. In einer vorläufigen Mittheilung theilt Greeff mit, dass die Eier der Seesterne, wenn sie in Meerwasser gebracht werden, auf parthenogenetischem Wege sich entwickeln, dass er aus unbefruchteten Eiern normale Gastrulalarven erhalten habe. Mir ist es trotz vielfach variirter Versuche nicht gelungen Greeff's Angaben

bestätigt zu finden. Ich habe kleine Mengen von Eiern aus reifen Ovarien entleert, in grosse Gefässe mit frischem Meerwasser gebracht und sich selbst überlassen. Bei anderen Versuchen erneuerte ich das Wasser von Zeit zu Zeit halb oder brachte den Koch'schen Durchlüftungsapparat in Anwendung. In allen Fällen war das Resultat das gleiche. Die Eier entwickelten sich bis zur Bildung des Eikerns. Dieser zeigte nach längerer Zeit Veränderungen, welche wohl als pathologische zu deuten sind. Er vergrösserte sich mehr und mehr und erreichte fast den Umfang des früheren Keimbläschens (Taf. VIII, Fig. 20*e*), dann begannen nach 10—15 Stunden die Eier abzusterben und zu zerfallen. Nur hier und da habe ich zuweilen unter hunderten von Eiern ein zweigetheiltes angetroffen.

Zu demselben negativen Ergebniss ist Fol gelangt.

Trotzdem ist meiner Ansicht nach hierdurch die Frage nach der parthenogenetischen Entwicklung der Seesterne nicht als erledigt zu betrachten, denn die Angaben Greeff's sind so bestimmt gefasst, dass man eine Fehlerquelle in seinen Beobachtungen wohl nicht annehmen darf. Namentlich ist von Bedeutung die Angabe Greeff's, dass die erste Furchung bei befruchteten Eiern nach 1—2 Stunden, bei unbefruchteten aber erst nach 10—12 Stunden erfolgen soll. Zur Entscheidung dieser Frage sind daher weitere Untersuchungen unbedingt erforderlich.

## Die Befruchtung der Seesterneier.

Die künstliche Befruchtung gelingt bei den Eiern der Seesterne leicht, so wie man zur geeigneten Zeit Sperma zu den im Meerwasser reifenden Eiern zusetzt. Als geeignet kann ich den Zeitraum vom Schwund des Keimbläschens bis zur Bildung des Eikerns, also die zweite bis fünfte Stunde nach der Ablage der Eier, bezeichnen. Indessen ergeben sich hier, je nachdem das Sperma nach einer oder nach vier Stunden oder noch später zugesetzt wird, im Verlauf der Befruchtungserscheinungen einige nicht uninteressante Verschiedenheiten. Indem ich mich zur Schilderung derselben wende, beschreibe ich zunächst den Verlauf der Befruchtung an Eiern, deren Richtungsspindel eben fertig gebildet ist und in der Dotterrinde liegt.

Unmittelbar nach dem Zusatz des Sperma zieht sich der Dotter von der Eihaut zurück. Es ist dies das erste und am leichtesten wahrzunehmende Zeichen der eingetretenen Befruchtung. Bald darauf erscheint in der Rinde des Eies an dem Pol, welcher der Spindel

gegenüberliegt, eine kleine homogene Stelle, die sich leicht der Beobachtung entzieht. Im Umkreise zeigt der Dotter eine schwache radiäre Structur (Taf. VII, Fig. 3). Oftmals sah ich in der Verlängerung dieser Strahlung an der Eioberfläche eine zarte Protoplasmabrücke zur abgehobenen Dotterhaut sich hinüber spannen. Sie bezeichnet offenbar den Ort, an welchem das Spermatozoon in den Dotter eingedrungen ist. Die homogene Stelle wandert langsam nach der Eimitte vor, ohne indessen an Deutlichkeit viel zuzunehmen, sie verharrt in diesem Zustand, so lange als am oberen Eipol die Richtungskörper sich bilden.

Von dem Augenblicke indessen, wo der zweite Richtungskörper sich abgeschnürt hat, verändert sich das Bild (Taf. VII, Fig. 4). Die Strahlung um die homogene Stelle wird zusehends deutlicher. Bald dehnen sich die Radien fast über das ganze Ei aus. Im homogenen Centrum erscheint eine kleine helle Vacuole (Taf. VII, Fig. 1). Eine eben solche wird, von einer kleinen Strahlung umgeben, unter der Austrittsstelle der Richtungskörper bemerkbar. Beide Kernvacuolen vergrössern sich gleichmässig und rücken bis zur gegenseitigen Berührung langsam auf einander zu (Taf. VII, Fig. 2). Sowie sie sich begegnen, platten sie sich gegenseitig ab und verschmelzen alsbald miteinander zu einem etwas ovalen Furchungskern, der mehr in die Mitte des Eies rückt. Indem die zwei Pole des ovalen Kerns zum Mittelpunct zweier Strahlungen werden, entsteht allmälig die Hantelfigur, wie ich sie von Toxopneustes lividus abgebildet habe. Die Theilungsfurche tritt etwa zwei und eine halbe Stunde nach Vornahme der Befruchtung auf und nimmt unterhalb der Richtungskörper ihren Anfang.

In anderen Fällen befruchtete ich die Eier vier Stunden nach ihrer Ablage, also zu einer Zeit, wo der Eikern sich bereits durch Verschmelzung der einzelnen Vacuolen gebildet hatte (Taf. VII, Fig. 5). Auch hier zieht sich der Dotter von der Eihaut zurück und es tritt an der Oberfläche eine kleine Strahlenfigur auf. Während dieselbe aber im zuerst beschriebenen Fall lange Zeit undeutlich bleibt, vergrössert sie sich jetzt rasch und rückt nach der Eimitte vor. Gleichzeitig setzt sich auch der Eikern in Bewegung und wandert unter amöboider Veränderung seiner Contouren nach dem Centrum, wo er in die Strahlung aufgenommen wird (Taf. VII, Fig. 7). In der Strahlenfigur ist währenddem eine sehr kleine Vacuole deutlich geworden, welche sich dem Eikern anlegt und nach einiger Zeit mit

ihm verschmilzt (Taf. VII, Fig. 8). Die Zweitheilung erfolgt etwa drei Stunden nach der Befruchtung.

Eine Reihe pathologischer Erscheinungen lässt sich an Eiern beobachten, die vor oder nach dem geeigneten Zeitraum mit Sperma vermischt werden.

Wenn das Keimbläschen noch in Umwandlung begriffen ist, so zieht sich der Dotter von der Eihaut nicht zurück. Auf der Oberfläche erscheinen eine grössere Anzahl homogener Flecke, von denen jeder von einer sehr schwachen Radienstructur umgeben ist. Sie gleichen mithin dem bei normaler Befruchtung hervorgerufenen einfachen Fleck. Während die eben beschriebene Beschaffenheit sich in der Dotterrinde längere Zeit unverändert erhält, nimmt die Umbildung des Keimbläschens ruhig ihren weiteren Verlauf. Es bildet sich eine Richtungsspindel, darauf der erste und der zweite Richtungskörper, die normale Weiterentwicklung hört aber hiermit auf, denn es tritt an derart veränderten Eiern keine Zweitheilung ein, vielmehr wird der Dotter nach einigen Stunden unregelmässig zerklüftet, um dann weiterhin abzusterben und zu zerfallen.

Aehnliche Verhältnisse lassen sich an Eiern beobachten, die etwa 6 Stunden, nachdem sie aus dem Ovarium entleert wurden, befruchtet werden (Taf. VII, Fig. 6). Die Zurückziehung des Dotters von der Eihaut erfolgt entweder nur sehr langsam oder bleibt auch ganz aus. In der Eirinde erscheinen nach einander eine grosse Anzahl isolirter Strahlenfiguren. Die Sternchen rücken zum Theil sehr langsam nach der Mitte des Eies vor und zwei oder drei derselben legen sich dem Eikern an (Taf. VIII, Fig. 16 u. 17). Bei ihnen allen bleibt aber die radiäre Structur nur auf die nächst angrenzenden Dottertheile beschränkt. An einigen Eiern sah ich im Anschluss an diese Erscheinungen den Eikern Veränderungen eingehen, indem er eine ovale bis spindelförmige Gestalt annahm (Taf. VIII, Fig. 16, 17). An den beiden Polen des Ovals fanden sich dann meist zwei Sternchen vor. Auch an derart befruchteten und eigenthümlich veränderten Eiern tritt keine Zweitheilung ein. Dagegen sieht man, wie nach Verlauf einiger Stunden der Dotter in zahlreiche unregelmässige Lappen eingeschnürt und hierdurch in anormaler Weise in grössere und kleinere Stücke zerklüftet wird. Diesen Vorgängen folgt bald der Zerfall der Eier nach.

Die eben geschilderten Verhältnisse lassen sich bei einiger Aufmerksamkeit am lebenden Objecte erkennen. Eine weitere Ergänzung finden dieselben indessen durch Behandlung der Eier mit Rea-

gentien und zwar mit Osmiumsäure und Beale'schem Carmin. Ich konnte dann wahrnehmen, dass ein kleiner rothgefärbter Körper, ein wirkliches Kernchen, in der Mitte einer jeden Strahlung liegt, umgeben von einem homogenen Protoplasmahof. Dies gilt sowohl für Eier, in denen normaler Weise nur eine Sternfigur in Folge der Befruchtung aufgetreten ist, als auch für jene pathologischen Fälle, in welchen der Dotter von zahlreichen Sternen durchsetzt ist (Taf. VII, Fig. 6).

Die mitgetheilten Befunde deute ich in derselben Weise, wie die vor zwei Jahren von mir am Toxopneustes lividus beobachteten Erscheinungen. Bei normalem Verlauf der Befruchtung dringt nur ein Spermatozoon in das Ei ein. Seine nächste Wirkung ist das Zurückziehen des Dotters von der Eihaut. Hierbei spannt sich zwischen der letzteren und dem Ei eine Protoplasmabrücke aus, welche die Stelle anzeigt, wo der Samenfaden durch die Eihülle in das Protoplasma eingedrungen ist. Dann wandelt sich der im Spermakopf enthaltene Kerntheil in ein rundes Kernchen um, welches eine Anziehung auf das umgebende Protoplasma ausübt und sich mit einem homogenen Hof und einem Strahlenkranz umgibt.

Von besonderem Interesse scheint mir nun die bei Asteracanthion gemachte Wahrnehmung, dass der Spermakern sich in verschiedener Weise modificirt je nach dem Zeitpunct, in welchem die Befruchtung vorgenommen wurde. Wenn das Spermatozoon in den Dotter eindringt, ehe der Eikern gebildet ist, so imbibiren sich beide Kerne vor der Verschmelzung gleichmässig mit dem im Plasma vertheilten Kernsaft und bilden zwei Vacuolen von gleicher Grösse (Taf. VII, Fig. 3, 4, 1, 2). Dagegen bleibt der Spermakern ein sehr kleines Körperchen, wenn der Eikern schon vor der Befruchtung sich entwickelt und sich gleichsam des gesammten disponiblen Kernsaftes bemächtigt hat (Taf. VII, Fig. 5 u. 7). Diese beiden Fälle entsprechen Unterschieden, wie sie normaler Weise im Befruchtungsverlauf bei verschiedenen Thieren beobachtet werden. Wie im ersten Falle, vollzieht sich der Vorgang bei den Hirudineen, Mollusken, Nematoden etc., wo die Eier schon zur Zeit der Hervorknospung der Richtungskörper befruchtet werden. Der zweite Fall schliesst sich an die Verhältnisse bei Toxopneustes lividus an, wo zwischen der Bildung der Richtungskörper und des Eikerns einerseits und der Befruchtung andererseits ein grösseres Zeitintervall liegt. Das abweichende Verhalten, welches die copulirenden Kerne bei verschiedenen Thieren zeigen, wird somit bedingt durch die

Verschiedenheit des Zeitpuncts, in welchem die Befruchtung eintritt, wie sich dies bei Asteracanthion experimentell feststellen lässt.

Das Auftreten zahlreicher Strahlenfiguren in Folge der Befruchtung führe ich auf das Eindringen einer entsprechend grossen Zahl von Spermatozoen zurück und erblicke hierin eine anormale Erscheinung, wie das aus dem gestörten Weiterverlauf der Entwicklung hervorgeht.

Es lässt sich hier die Frage aufwerfen, wodurch es kommt, dass unter normalen Verhältnissen nur ein einziges Spermatozoon vom Ei zur Befruchtung zugelassen wird. Man könnte daran denken, dass in der bei der Befruchtung erfolgenden Abhebung der Eimembran ein Mechanismus gegeben sei, durch welchen das Eindringen nachfolgender Spermatozoen verhindert werde. Dagegen lässt sich aber geltend machen, dass es ganz membranlose Eier gibt, bei denen ein derartiger Mechanismus nicht in Frage kommen kann. Es scheint mir daher einzig und allein das Eiplasma selbst zu sein, welches so lange es lebenskräftig ist, den Eintritt von mehr als einem Spermatozoon abweist. Auf jeden Fall findet diese Erscheinung ihr Analogon in den Copulationsvorgängen niederster einzelliger Pflanzen und Protisten, wo man auch stets nur zwei Zellen sich zum geschlechtlichen Act vereinigen sieht.

Ueber die Befruchtung von Asteracanthion hat Fol in der citirten vorläufigen Mittheilung werthvolle Beobachtungen veröffentlicht. Ihm ist es gelungen auch in die ersten Stadien des Befruchtungsactes sich einen Einblick zu verschaffen. Schon zur Zeit wo ein Spermatozoon nur halbwegs die das Ei einhüllende Gallertschicht durchwandert hat, sah er den Dotter wichtige Modificationen darbieten, die ich mit seinen eigenen Worten schildere.

»Bevor irgend eine Berührung zwischen dem Spermatozoon und dem Dotter stattgefunden hat, sammelt sich das Protoplasma des letzteren an einem Punct an, der dem am meisten genäherten Spermatozoon gegenüber liegt und bildet dort eine zarte hyaline Lage, welche den körnigen Dotter bedeckt; dann erhebt sich diese durchscheinende Schicht in ihrer Mitte zu einem Höcker, welcher dem männlichen Element sich nähert. Der Höcker verwandelt sich in einen Kegel, und bald sieht man einen zarten Protoplasmafaden die Verbindung zwischen der Spitze des Kegels und dem Körper des Spermatozoon bilden. Dieser letztere verlängert sich und fliesst so zu sagen in den Dotter. Der Geisselfaden allein bleibt ausserhalb, wo man ihn (wie ich dies schon bei Toxopneustes beschrieben und abgebildet habe) noch während einiger Minuten erkennen kann«.

»Die Eintrittsstelle wird zum Mittelpunct einer Strahlung aster mâle, in deren Mitte ein männlicher Pronucleus sich bildet, der bald mit dem weiblichen Pronucleus verschmilzt«.

Der Höcker, den Fol sich bilden sah, entspricht offenbar der Protoplasmabrücke, die ich auf etwas späteren Stadien zwischen Eihaut und Dotter vorfand und als Eintrittsstelle des Spermatozoon bezeichnet habe (Taf. VII, Fig. 3).

In einem weiteren Puncte dagegen kann ich den Angaben Fol's nicht zustimmen. Er beschreibt, dass während der Bildung des Höckers die oberflächliche hyaline Lage des Eies sich mehr und mehr ausbreitet bis sie den ganzen Dotter einhüllt. Im Augenblick, wo der Zusammenhang mit dem Spermatozoon hergestellt ist, differenzirt sich nach seinen Angaben diese Lage sehr scharf und fängt an sich von der Oberfläche des Eies abzulösen, um eine Dotterhaut zu bilden. Die Differenzirung dieser Membran umgreift bald den ganzen Dotter vom Befruchtungspunct aus, wo eine Art kleiner Krater die von mir beschriebene Protoplasmabrücke, bleibt. Bei einem sehr reifen und frischen Ei folgen sich alle diese Phänomene mit einer solchen Schnelligkeit, dass der Zutritt zum Dotter jedem Spermatozoon versperrt ist, welches wenige Secunden nach dem ersten anlangt.

Diese Ansicht Fol's kann ich deswegen nicht theilen, weil schon am unbefruchteten Ei eine ganz deutlich wahrzunehmende Membran vorhanden ist. Bei geeigneter Behandlung hebt sich dieselbe in ganzer Ausdehnung vom Dotter ab. Die bei der Befruchtung augenblicklich eintretende Ablösung der Membran hat meiner Ansicht nach ihren Grund in Contractionen des Protoplasma, durch welche Flüssigkeit (Liquor perivitellinus) aus dem Dotter ausgepresst wird, wie dies schon zahlreiche ältere Beobachter ausgesprochen haben. —

Ausser Asteracanthion habe ich von Seesternen noch die Eier von Astropecten und Luidia untersucht. Auch hier verlieren die Eier, wenn sie vor der völligen Reife in das Meerwasser gebracht werden, ihr Keimbläschen, und es entstehen nach einiger Zeit zwei Richtungskörper und der Eikern. Genauer wurden indessen von mir die einzelnen Vorgänge nicht verfolgt, da hierzu die Eier weniger geeignet sind als diejenigen von Asteracanthion.

Jena, 19. Mai 1877[1]).

[1] Nachdem der vorliegende Aufsatz an die Redaction abgesandt war, sind weitere Mittheilungen von H. Fol sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux erschienen, durch welche eine noch grössere Uebereinstimmung zwischen seiner und meinen Beobachtungen über das Verhalten des Amphiaster's (pag. 167) sich ergeben hat.

# Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI—VIII. Eientwicklung von Asteracanthion.
Gezeichnet bei Immersion II. Oc. II. (Zeiss).

## Tafel VI.

Umbildung des Keimbläschens und Entstehung der Richtungskörper. Alle Figuren nach lebenden Objecten gezeichnet.

Fig. 1. Der Reife nahestehendes Ei mit peripherem Keimbläschen.
*a* weniger quellbarer kleiner Theil des Keimflecks.
*b* leicht quellbarer grösserer Theil des Keimflecks.

Fig. 2. Ei 20 Minuten nach der Entleerung aus dem Ovarium. Bildung des Protoplasmahöckers (*P*) und der Vacuole (*V*) im Centrum des Keimflecks.

Fig. 3. Keimbläschen desselben Eies bei Betrachtung vom oberen Eipol.

Fig. 4. Ei nach 30 Minuten. Bildung des Doppelsterns *D*. Verkleinerung des Keimflecks.

Fig. 5. Ei nach 45 Minuten. Weitere Schrumpfung des Keimbläschens und Verkleinerung des Keimflecks. Wachsthum des Doppelsterns $D_1$.

Fig. 6. Ei $2^1/_4$ Stunde nach Ablage. Bildung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 7. Ei 2 Stunden nach Ablage mit peripherer Richtungsspindel.

Fig. 8. Ei von der Oberfläche betrachtet. Abschnürung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 9. Ei $2^1/_2$ Stunde nach Ablage. Der erste Richtungskörper ist gebildet.

Fig. 10. Ei nach 4 Stunden. Die beiden Richtungskörper und der Eikern sind gebildet. *E* Eikern. *N* Nucleolus.

Fig. 11. Ei nach $2^1/_2$ Stunde. Die zweite Richtungsspindel ist wieder vollständig gebildet.

Fig. 12 u. 13. Ei nach $2^3/_4$ Stunde. Bildung des zweiten Richtungskörpers.

Fig. 14. Ei nach 3 Stunden. Entstehung des Eikerns.

Fig. 15. Ei nach $3^1/_2$ Stunde. Die einzelnen Vacuolen sind zu einer verschmolzen (Eikern).

## Tafel VII.

Die Befruchtungserscheinungen am Ei des Seesterns. Alle Figuren bis auf Fig. 6 nach lebenden Objecten gezeichnet.

Fig. 1—4. Eier bald nach Bildung der Richtungsspindel befruchtet. Fig. 1 Eikern und Spermakern erscheinen als 2 kleine von Strahlung umgebene Vacuolen.

Fig. 2. Eikern und Spermakern haben sich gleichmässig vergrössert und sind bis zur Berührung einander genähert.
Fig. 3. Auftreten der durch den Spermakern verursachten Strahlung in der Dotterrinde kurze Zeit nach der Befruchtung.
Fig. 4. Die durch den Spermakern verursachte Strahlung ist bis in die Mitte des Eies gerückt.
Fig. 5. Ei $4^1/_4$ Stunde nach der Ablage befruchtet. Die durch den Spermakern verursachte Strahlung hat schon eine weite Ausdehnung erreicht.
Fig. 6. Ei 6 Stunden nach der Ablage befruchtet. Zahlreiche Strahlungen in der Dotterrinde sichtbar, hervorgerufen durch das Eindringen vieler Spermatozoen. Osmium-Carminpräparat.
Fig. 7. Ei $4^1/_4$ Stunde nach der Ablage befruchtet. Der kleine Spermakern und der grössere Eikern sind dicht zusammengerückt.
Fig. 8. Aus Verschmelzung des Sperma- und Eikerns ist der Furchungskern entstanden.

## Tafel VIII.

Die Figuren sind nach Eiern gezeichnet, die mit Reagentien behandelt wurden.

Den Figuren 1, 2, 5, 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20 liegen Osmium-Carminpräparate, den Figuren 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 12 Essigsäurepräparate 1—2% Essigs. zu Grunde. Figur 14 stellt ein unreifes Ei im frischen Zustande dar, bei mittelstarker Vergrösserung gezeichnet

Fig. 1. Ei 30 Minuten nach Ablage.
Fig. 2. Keimflecke, welche die Zusammensetzung aus 2 Substanzen deutlich zeigen.
Fig. 3 u. 4. Ei nach 45 Minuten.
Fig. 5. Keimflecke von Eiern, die seit 25 Minuten in Meerwasser sich befanden.
Fig. 6. Ei nach 1 Stunde.
Fig. 7. Ei mit Richtungsspindel. 2 Stunden nach Ablage.
Fig. 8—11. Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers.
Fig. 12. Bildung des Eikerns.
Fig. 13. Veränderte Keimflecke von Eiern, die seit 35 Minuten in Meerwasser sich befanden.
Fig. 14. Unreifes Eierstocksei.
Fig. 15. Richtungsspindel nach Behandlung mit Osmium-Carmin.
Fig. 16 u. 17. Eikern von Spermakernen umgeben aus pathologisch veränderten Eiern.
Fig. 18 u. 19. Veränderte Keimflecke von Eiern, die 30—40 Minuten in Meerwasser sich befanden.
Fig. 20. Eikern.
*a*, *b*, *c*, *d* zeigt die Verschmelzung zahlreicher kleiner nucleolusartiger Körnchen zu einem einfachen Korn.
*e* Vergrösserter Eikern eines Eies, das 12 Stunden unbefruchtet im Meerwasser lag.

# Kleinere Mittheilungen.

**Marsh O. C.** Introduction and Succession of vertebrate life in America. An Address delivered before the american association for the advancement of Science, at Nashville, Tenn. Aug. 30. 1877.

Die ausserordentlichen, im Gebiete der Palaeontologie während der letzten Decennien auf amerikanischen Boden gemachten Entdeckungen sind allzu bekannt, als dass hier ihrer einzeln zu gedenken wäre. Eine vortrefflich zusammengefasste Darstellung all der reichen Funde bietet Professor MARSH in vorgenannter Schrift, die uns zugleich über die grossen, durch nordamerikanische Forscher angebahnten Fortschritte der Palaeontologie einen guten Ueberblick bietet. Ausser den Vögeln mit zähnetragenden Kiefern sind es besonders die Reste tertiärer Ungulaten, die hohes Interesse beanspruchen, und unter diesen nimmt gewiss die Reihe der Perissodactylen die erste Stelle ein. Denn bei diesen sind, vom Eocen beginnend, Formen erkannt, welche uns die Genealogie der Einhufer in continuirlicher Folge auf's Ueberzeugendste darthun. Die Umwandlung des Gliedmassenskelets ist begleitet von Veränderungen des Gebisses, beides ebenso allmälig, durch Uebergänge verknüpft, dass kaum eine Lücke in der Reihe besteht. Wir möchten auf diese neuerdings auch von HUXLEY hervorgehobene Thatsache aufmerksam machen (vergl. American Addresses. Lect. III). Es ist aber auch zweckdienlich sich zu erinnern wie das wenige, was uns bis jetzt über die Ontogenie der Gliedmassen der Einhufer bekannt ward, den Parallelismus mit der Phylogenie erkennen lässt (vergl. A. ROSENBERG, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII). In dem ersten zur Untersuchung gekommenen Stadium besitzt Ulna mit Radius gleiche Länge, ebenso erscheint die Fibula noch in vollständiger Anlage und damit sind Zustände angedeutet, die nur den ältesten Formen jener palaeontologischen Reihe zukamen. Ebenso lässt die Anlage von drei vollständigen Metacarpalien und Metatarsalien die Uebereinstimmung mit den Vorläufern der späteren Equiden auf's deutlichste erkennen, und in der gleichfalls ontogenetisch zu beobachtenden Rückbildung der Diaphyse von Ulna und Fibula nimmt man denselben Vorgang wahr, wie er in den späteren Formen gleichfalls in einzelnen Stadien repräsentirt wird. So decken sich hier, soweit man das erwarten darf, Palaeontologie und Ontogenie.

Auch nach anderer Seite sind jene amerikanischen Forschungen lehrreich, was wir mit Professor MARSH's eigenen Worten aussprechen wollen: »The recent discoveries of these interesting remains« »should teach caution to those who decline to accept the imperfection of our knowledge to-day as a fair plea for the supposed absence of intermediate forms«. C. G.

Fig 1
Fig 2.
Fig 3
Fig 4.
Fig 5
Fig 6.
Fig 7
Fig 8
Fig 9
Fig 10.
Fig 11
Fig 12.
Fig 13
Fig 14.
Fig 15

Fig 1

Fig 2

Fig 3

Fig 4

Fig 5

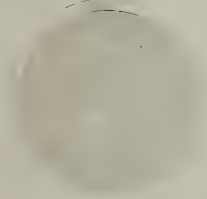


Fig 6

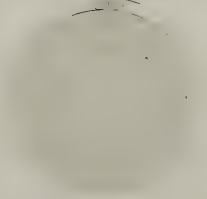


Fig 7

Fig 8

Fig 1
Fig 2
Fig 3
Fig 4
Fig 5
Fig 6
Fig 7
Fig 8
Fig 9
Fig 10
Fig 11
Fig 12
Fig 13
Fig 14
Fig 15
Fig 16
Fig 17
Fig 18
Fig 19
Fig 20

# Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

---

Dritter Theil.

---

Mit Tafel IX—XI.

## II. Abschnitt.

Im zweiten Abschnitt dieser Untersuchungen werde ich den Nachweis führen, dass ähnliche Vorgänge, wie wir sie soeben bei Asteracanthion kennen gelernt haben, auch in den übrigen Abtheilungen des Thierreichs wiederkehren und dass denselben somit eine fundamentale Bedeutung beigemessen werden muss. Es geschieht dies auf Grund eigener ausgedehnter Beobachtungen, die an Vertretern der verschiedenen Thierstämme angestellt wurden. Hierbei war es mir nur bei einem Theil der Objecte möglich, alle Stadien der ersten Entwicklungsprocesse vollständig zu verfolgen, bei einem andern Theil dagegen musste ich mich mit vereinzelten Beobachtungen begnügen, die gelegentlich gemacht wurden und durch Ungunst der Verhältnisse oder wegen besonderer Schwierigkeit in der Untersuchung nicht vervollständigt werden konnten.

### 1. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Coelenteraten.

In der Abtheilung der Coelenteraten sind unsere Kenntnisse über die Veränderungen des Keimbläschens bei der Eireife, über die Bildung der Richtungskörper und über die Befruchtungserscheinungen in hohem Grade lückenhafte. Zum Theil liegt dies daran, dass

nur sehr wenige Beobachter auf diese Puncte seither ihr Augenmerk gerichtet haben, zum Theil aber auch daran, dass hier die Untersuchung auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten stösst.

Was zunächst die Hydroidpolypen betrifft, so hat meines Wissens nach einzig und allein KLEINENBERG [1]) bei Hydra eine Anzahl werthvoller Beobachtungen gemacht. Nach seinen Mittheilungen rückt das Keimbläschen bis dicht an die Oberfläche des Eies und bildet sich hier bis zum vollständigen Schwund zurück. Der Keimfleck erleidet eine Metamorphose, indem er unregelmässig eckig wird und in Stückchen zerfällt. Nach seinem Verschwinden zieht sich das Ei zusammen, indem es eine nicht unbeträchtliche Menge wasserklarer Flüssigkeit ausstösst, welche sich zwischen seiner Oberfläche und der Eihülle ausbreitet. Regelmässig werden dabei auch ein paar Theilchen der Eisubstanz selbst herausgepresst, kleine Plasmakügelchen, in welchen meist eine Pseudozelle (ein Dotterkorn) eingebettet ist; sie sind entweder in das Gewebe der Hülle eingedrückt oder liegen frei in dem mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum. KLEINENBERG vergleicht diese Kügelchen den Richtungskörpern und lässt sie für die weitere Entwicklung des Eies ganz bedeutungslos langsam zu Grunde gehen.

BÜTSCHLI [2]) will dieser Deutung nicht beipflichten und erhebt gegen die Vergleichung deswegen Bedenken, weil die Plasmakügelchen bei Hydra ein Dotterkorn einschliessen. Dieser Grund wird indessen hinfällig, da wir jetzt wissen, dass die Richtungskörper durch Knospung entstehen und daher als kleine Zellen recht wohl derartige Einschlüsse enthalten können.

Von Hydroidpolypen habe ich selbst keine Eier untersucht, doch halte ich es nach den Angaben KLEINENBERG's und nach den Befunden, die ich sogleich von andern Coelenteraten mittheilen werde, für ausgemacht, dass Richtungskörper auch hier nicht fehlen.

Ueber die ersten Stadien der Eientwicklung bei Medusen liegen nur wenige Angaben vor. GEGENBAUR [3]) beschreibt bei Lizzia und Occania im reifen Ei ein homogenes Keimbläschen ohne Keimfleck und lässt dasselbe bei der Furchung sich theilen. — FOL [4]), der an

[1]) KLEINENBERG. Hydra pag. 41—47.

[2]) BÜTSCHLI. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. pag. 172.

[3]) GEGENBAUR. Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen pag. 24 u. 28.

[4]) FOL. Die erste Entwicklung des Geryonidencies. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.

Geryonia die Verhältnisse am eingehendsten untersucht hat, macht darauf aufmerksam, dass das Keimbläschen des unbefruchteten und des reifen Eies nicht identificirt werden könne, und wirft hierbei die Frage auf, ob der Kern des befruchteten Eies vom Kerne oder vom Kernkörperchen des unbefruchteten abstammt, oder ob diese Gebilde bei der Befruchtung verschwinden, um einer Neubildung Platz zu machen. Ausserdem beschreibt er an einem Pol des Eies in der Hülle constant ein Korn oder Richtungskörperchen und erwähnt, dass er ähnliche Gebilde auch bei andern Coelenteraten beobachtet habe. Endlich hat Fol an diesem Object die bei der Kerntheilung entstehenden Doppelstrahlungen zuerst wahrgenommen. — In der neuesten Arbeit über Medusenentwicklung thut Metschnikoff [1] des Vorhandenseins von Richtungskörpern keine Erwähnung, und bestreitet er das Vorkommen eines Kerns in den frisch abgelegten Eiern von Geryonia und Polyxenia.

Bei dieser Sachlage waren auf die ersten Entwicklungsstadien der Medusen besonders gerichtete Untersuchungen dringend geboten und wurden dieselben von mir an verschiedenen Arten, an Aeginopsis medit. und Mitrocoma Annae, an Nausithoë albida und Pelagia noctiluca vorgenommen.

Bei den unreifen Eiern liegt das Keimbläschen central und enthält einen einzigen, ansehnlichen Keimfleck [2], an dem sich im frischen Zustande, wie bei Asteracanthion, zwei das Licht verschieden brechende Substanzen unterscheiden lassen. Bei der Reife rückt das Keimbläschen bis nahe an die Oberfläche des Dotters und bildet sich hier noch innerhalb des mütterlichen Organismus zurück. An seiner Stelle wird später in der Peripherie des Dotters ein kleiner homogener Kern sichtbar. Die reifen Eier werden bei einem Theil der Medusen ganz nakt abgelegt, bei andern sind sie von einer Gallertmasse umgeben. Es sind dies, wie wir gleich sehen werden, Ver-

[1] Metschnikoff. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV.

[2] Eine Ausnahme macht Eucope polystyla. Nur an jungen Thieren in sehr kleinen Eiern nahm ich einen einzigen Keimfleck wahr, in wenig grösseren war dagegen stets schon eine Mehrzahl vorhanden. Es liess sich hier feststellen, dass die zahlreichen Nucleoli durch Ablösung vom ursprünglichen einfachen Keimfleck entstehen, der uninucleoläre Zustand des Keimbläschens ist mithin bei den Medusen zwar der vorherrschende, aber nicht der ausschliessliche.

schiedenheiten, die für den Nachweis der Richtungskörper von grossem Einfluss sind.

Hüllenlos sind die Eier von Aeginopsis und Mitrocoma. Dieselben zeigen weder zur Zeit der Ablage noch später eine Bildung, die sich einem Richtungskörper vergleichen liesse, sie stimmen hierin wie in dem Besitz eines Eikerns vollständig mit den Eiern von Toxopneustes lividus überein.

Um über die Reifeerscheinungen etwas zu ermitteln, habe ich von zahlreichen Exemplaren von Aeginopsis und Mitrocoma die Ovarien zerzupft und ist es mir so geglückt wenigstens einige Stadien zu erhalten, aus denen hervorgeht, dass eine Bildung von Richtungskörpern stattfindet. Bei einem Exemplar von Aeginopsis isolirte ich aus dem Ovarium einige Eier, die ihr Keimbläschen verloren hatten. Bei zwei derselben sah ich ein Protoplasmakügelchen vom Dotter sich abschnüren, eine Zeitlang der Oberfläche des Eies anhaften und sich dann später ablösen. In seiner Mitte konnte ein kleines Kernchen wahrgenommen werden. Unmittelbar unter der Austrittsstelle dieses Kügelchens tauchte alsbald eine kleine Vacuole auf, die sich rasch vergrösserte und einen runden, deutlich umschriebenen Eikern bildete.

Bei Mitrocoma fand ich in den zerzupften Ovarien, obwohl die eingefangenen Thiere reife Eier ablegten, doch stets nur solche mit Keimbläschen vor. Als ich eines Tages in einem Uhrschälchen mit Meerwasser, das vor Verdunstung geschützt war, zerzupfte Ovarien längere Zeit stehen liess, machte ich die Beobachtung, dass auch hier die Eier wie bei Asteracanthion im Seewasser reifen. Nach etwa 12 Stunden hatte ein Theil das Keimbläschen verloren und besass dagegen einen oberflächlich gelegenen Eikern. Gleichwohl konnten auch bei diesem Verfahren die einzelnen Umbildungsstadien von mir nicht ermittelt werden. Zum Theil lag dies daran, dass ich über ein geringes Beobachtungsmaterial verfügte, zum Theil daran, dass die Umwandlung einen so beträchtlichen Zeitraum in Anspruch nahm und nicht gleichzeitig bei den einzelnen Eiern verlief. Vielleicht wird bei anderen Medusenarten dieses Verfahren in Zukunft bessere Resultate liefern.

Die von Aeginopsis und Mitrocoma mitgetheilten lückenhaften Beobachtungen finden eine Ergänzung durch die Thatsachen, die sich bei Nausithoë und Pelagia mit geringeren Schwierigkeiten ermitteln lassen. Bei beiden Arten werden die Eier bei ihrer Ablage in grösserer oder geringerer Anzahl in eine gemeinsame, mehr oder minder

dicke Gallerte eingehüllt[1]. Zwischen der Gallerte und der Oberfläche des Dotters bemerkt man einen kleinen mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum (Taf. IX Fig. 15, Fig. 1—3). In diesem liegen bei Nausithoë sowohl als bei Pelagia zwei bis drei Protoplasmakügelchen bei einander. Dieselben besitzen ein helleres Centrum und eine dunklere körnige Rinde. Mit aller Deutlichkeit kann man in ihnen Kerntheile nachweisen, wenn man die Eier mit Osmiumsäure härtet, in Beale'schem Carmin färbt und dann mit Salzsäureglycerin den überschüssigen Farbstoff auszieht (Taf. IX Fig. 4). Bei diesem Verfahren bleiben die Kerntheile dunkelroth tingirt; die 2—3 Protoplasmakügelchen sind daher kleine Zellchen und gleichen mithin den als Richtungskörper bekannten Gebilden. Bei Pelagia sah ich einen oder mehrere zarte Fäden von den Richtungskörpern zu der Dotteroberfläche gehen. Wenn man Eierklumpen in 2 % Essigsäure einlegt, so wird alsbald die Gallerte gelöst. Von den isolirten Eiern sind dann auch die Richtungskörper abgefallen und wie bei Aeginopsis und Mitrocoma nicht mehr aufzufinden.

Besondere Beachtung verdient die Stelle der Dotteroberfläche, welcher die Richtungskörper anliegen. Denn hier wird man in der Rindenschicht den homogenen Eikern bemerken (Taf. IX Fig. 2*e*). Derselbe erreicht bei Nausithoë einen Umfang von 19 μ. Er wird rings von den grossen stark glänzenden Dotterkörnern umgeben, welche das Ei so dicht anfüllen, dass das Protoplasma zwischen ihnen nur ein feines Netzwerk bildet. In Essigsäure quellen die Dotterkörner etwas und werden heller. Der Eikern tritt jetzt schärfer contourirt hervor.

---

[1] Bei Nausithoë sind meist 2—10 Eier in ein Gallertklümpchen eingeschlossen (Taf. IX Fig. 15), bei dessen Untersuchung ich auf eine interessante Erscheinung aufmerksam wurde. In dem Gallertklümpchen befinden sich nämlich ausser den Eiern noch zahlreiche Nesselzellen (*z*) in gleichmässiger Vertheilung vor. Sie besitzen eine Grösse von 15 μ und enthalten je eine Kapsel, in welcher ein Nesselfaden aufgerollt ist. Die isolirten Nesselzellen sind vollkommen lebenskräftig, auch wenn sie schon Tage lang im Wasser verweilt haben. Sowie ein Reiz das Gallertklümpchen trifft, schnellen sofort nach allen Richtungen die langen Nesselfäden hervor. Stets beobachtete ich dies bei Zusatz von verdünnter Essigsäure. Es kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass hier ein eigenthümlicher Schutzapparat vorliegt. Indem die Eier in den Ausführwegen mit Gallerte und Nesselzellen umgeben werden, sind dieselben zu einer eklen Speise umgewandelt, die von den meisten Thieren wohl gemieden werden mag. Ein solcher Schutzapparat scheint bei Nausithoë zur Erhaltung der Art erforderlich zu sein, da die Eier gross und undurchsichtig sind und nicht in so grossen Massen, wie zum Beispiel bei Pelagia, abgelegt werden.

Ueber die Bildung der Richtungskörper konnte ich bei Nausithoë Einiges beobachten, indem ich schon in Gallerte eingehüllte Eier einige Zeit vor ihrer Ablage aus weiblichen Thieren durch Zerzupfen isolirte. Bei einem Ei sah ich erst einen Richtungskörper gebildet und den zweiten eben in Bildung begriffen (Taf. IX Fig. 1). Eine Protoplasmapartie erhob sich zu einem Hügel empor und schnürte sich bald an ihrer Basis ab. Das so entstandene Kügelchen blieb durch einen Stiel noch längere Zeit mit dem Dotter verbunden (Taf. IX Fig. 3). Unter der Austrittsstelle war ein kleiner von Dotterkörnern freier Fleck bemerkbar und in diesem bildete sich bald eine kleine Vacuole, die nach und nach zur Grösse des Eikerns anwuchs (Taf. IX Fig. 2).

In den Fällen, wo drei Richtungskörper vorhanden sind (Taf. IX Fig. 2), ist der dritte durch Theilung des erstgebildeten wie bei Nephelis entstanden. Es geht dies aus der biscuitförmigen Beschaffenheit hervor, welche ich einige Male an dem zuerst gebildeten Richtungskörper constatiren konnte.

Ueber den Verlauf der Befruchtung und der Zelltheilung gaben Eier von Mitrocoma Annae den gewünschten Aufschluss. Die Eier dieser zierlichen Meduse sind klein, ziemlich durchsichtig, und durchaus homogen, da Dotterkörnchen fehlen. Zur Behandlung mit Reagentien erwiesen sie sich dagegen weniger geeignet.

In einem Glase, in welchem eine männliche und eine weibliche Mitrocoma zusammengehalten wurden, beobachtete ich durch einen glücklichen Zufall den Moment der Eiablage. Ich isolirte sofort die Eier und kam bei der Untersuchung derselben zu folgendem Ergebniss.

Kurze Zeit nach der Befruchtung ist neben dem oberflächlich gelegenen Eikern ein zweites kleineres Kernchen entstanden (Taf. IX Fig. 6 *s*). Obwohl um dasselbe keine Strahlenfigur wahrzunehmen war, glaube ich es doch als einen Spermakern deuten zu müssen, da in einem gleichmässig homogenen Protoplasma eine vorhandene radiäre Structur desselben meist nicht unterschieden werden kann. Im Verlaufe einer halben Stunde vergrössert sich der kleine Körper und erkennt man jetzt deutlicher die zwei an der Berührungsfläche sich abplattenden Kernvacuolen, von welchen die kleinere, der Spermakern, dem grösseren Eikern mützenförmig aufsitzt. Es entspricht dieses Stadium vollkommen dem Befunde, welchen ich bei Toxopneustes von der Copulation der 2 Kerne erhalten habe.

Plötzlich verschwinden unter dem Auge des Beobachters die

beiden vacuoligen Gebilde, so dass jetzt das Ei anscheinend kernlos ist. Setzt man indessen Essigsäure an dem Rande des Deckgläschens zu, so tritt mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit eine fasrige Spindel hervor, um deren Spitzen der Dotter eine strahlige Anordnung besitzt (Taf. IX Fig. 7). Am klarsten ist das Bild in den ersten Stadien der Säureeinwirkung, später leidet es unter der successive zunehmenden dunklen Gerinnung des Dotters. Die Spindel liegt nie im Centrum, sondern ist der Oberfläche des Eies genähert.

Etwa zwei Stunden nach der Befruchtung beginnt die Theilung. Es bildet sich an der Oberfläche des Eies über der Stelle wo die Spindel liegt, eine seichte Furche, die sich allmälig vertieft (Taf. IX Fig. 9). Hierbei entstehen in der Rinde des Eies secundäre kleinere Falten senkrecht zur Theilungsfurche. Wenn diese bis zu halber Tiefe vorgedrungen ist, tauchen in der Nähe der Theilungsebene in jeder Eihälfte eine Anzahl kleiner Vacuolen auf, die sich umbildenden und dadurch im frischen Zustand wieder deutlich werdenden Hälften der Kernspindel. Am spätesten wird der Theil des Eies durchgeschnürt, welcher der zuerst entstehenden Furche gegenüberliegt. Hier hängen zuletzt die beiden Eihälften nur durch eine dünne Protoplasmabrücke zusammen.

Am Schlusse dieser Beobachtungen will ich noch einer Veränderung Erwähnung thun, welche der Eikern erleidet, wenn die Eier längere Zeit unbefruchtet im Meerwasser verweilen. Derselbe nimmt dann an Volum wie bei Asteracanthion zu und rückt gleichzeitig ganz an die Eiperipherie hervor (Taf. IX Fig. 11 *e*). Es entsteht hier eine kleine Grube, in welche der Eikern mit einem Theil seiner Kugeloberfläche, die nur noch von einem feinen Protoplasmahäutchen überzogen ist, hineinragt.

Die Resultate, welche bei der Untersuchung der Eier von Medusen erhalten wurden, lassen sich jetzt in folgende Sätze zusammenfassen: Im reifenden Ei rückt das Keimbläschen bis dicht unter die Oberfläche vor und bildet sich hier noch im Ovarium zurück, indem wahrscheinlich aus Theilen seines Inhalts eine Richtungsspindel angelegt wird. Die Bildung der Richtungskörper geschieht noch vor der Ablage und Befruchtung innerhalb der Ausführwege. Bei einem Theil der Medusen, deren Eier keine Hülle besitzen, fallen die Richtungskörper vom Dotter nach ihrer Abschnürung ab und gerathen in die umgebende Flüssigkeit (Aeginopsis, Mitrocoma etc.), bei andern Medusen (Pelagia, Nausithoë) werden sie durch eine Gallertschicht, in welche die Eier eingehüllt sind, auf der Dotterober-

fläche festgehalten, so dass sie noch lange Zeit nach der Ablage aufzufinden sind. Alle Eier, welche reif und in das Meerwasser entleert sind, besitzen schon vor ihrer Befruchtung einen kleinen homogenen, an der Oberfläche des Dotters gelegenen Eikern. Mit diesem tritt unmittelbar nach der Befruchtung ein zweiter kleinerer Kern — der Spermakern — in Verbindung, verschmilzt mit ihm und geht mit ihm zusammen in die Spindel über. —

Ueber die ersten Entwickelungsvorgänge im Siphonophorenei ist so gut wie Nichts bekannt. Haeckel[1]) lässt die reifen Eier noch mit einem Keimbläschen ausgerüstet sein und dasselbe bei der Furchung sich theilen, Metschnikoff[2]) dagegen fand bei den zahlreichen von ihm beobachteten Arten keine Spur desselben, die Ab- oder Anwesenheit des Keimbläschens war ihm stets ein Zeichen, ob er auf das Gelingen der künstlichen Befruchtung rechnen konnte oder nicht. Der dänische Naturforscher Müller[3]) endlich sah bei reifen Eiern von Hippopodius das Keimbläschen dicht an der Oberfläche liegen. Es löst sich hier nach seiner Ansicht auf; nur der Keimfleck bleibt erhalten und bildet den kleinen homogenen Kern des reifen Eies, der ganz an die Eiperipherie gerückt ist. Auch über die Befruchtung der Siphonophoreneier hat Müller Angaben gemacht. Bei Hippopodius beschreibt er als Micropylhof eine eigenthümliche Bildung, die dem Ei an der Stelle, wo der Kern anzutreffen ist, aufliegt. Er lässt dieselbe bei der Befruchtung eine Rolle spielen. Häufig nämlich erkannte er in ihr 2—3 amöbenähnliche Körperchen, welche er als umgewandelte Spermatozoiden deutet. Meist sah er eins derselben mit einer Spitze den Kern berühren und wie er glaubte, in der Weise denselben befruchten. Eine Weiterentwicklung und Theilung der Eier blieb indessen in allen Fällen aus.

Die von mir angestellten Beobachtungen beschränken sich auf Physophora hydrostatica und Hippopodius gleba.

Einige gegen Ende Februar eingefangene Exemplare von Physophora setzten nach einiger Zeit reichlich ihre grossen aber sehr durchsichtigen Eier ab, welche vollkommen hüllenlos sind. Man kann an ihnen eine dünne Rinden- von einer Markschicht unterscheiden (Taf. IX Fig. 10). Die erstere besteht aus feinkörnigem Pro-

[1]) Haeckel. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren 1869.
[2]) Metschnikoff. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIV.
[3]) P. E. Müller. Naturhistorisk Tidskrift. Bd. 7. 1871.

toplasma, die letztere dagegen schliesst die grossen Dotterelemente ein, die sich gegenseitig abplatten und von einander durch dünne Protoplasmascheidewände getrennt sind. In der Protoplasmarinde ist der 36 μ grosse, helle und durchaus homogene Eikern (*e* anzutreffen. Dagegen fehlen am abgelegten Ei die Richtungskörper.

Ich schnitt jetzt vom Siphonophorenstock einige Geschlechtsgemmen ab und verschaffte mir so eine grosse Anzahl von unreifen und reifen Eiern. Bei ersteren liegt das relativ grosse Keimbläschen in der Mitte des Dotters und umschliesst stets einen einzigen grossen Nucleolus (Taf. IX Fig. 13). Derselbe besteht aus einer dünnen Rindenschicht (*n*), welche nach Innen scharf abgegrenzt ist, und aus einer helleren centralen Substanz (*p*). Es hat so den Anschein, als ob der Keimfleck eine grosse Vacuole in seiner Mitte enthielte. In der centralen Partie und in der Rindenschicht erkenne ich die beiden Substanzen wieder, aus welchen sich auch der Keimfleck von Asteracanthion zusammensetzt.

An solchen Eiern, die der Reife nahe stehen, ist das Keimbläschen ganz an die Oberfläche emporgestiegen. Wie es sich hier weiter umbildet, konnte ich nicht ermitteln, da es mir niemals gelang in den ausgeschnittenen Geschlechtsgemmen die wichtigen Umbildungsstadien aufzufinden. Dagegen traf ich reife Eier mit einem peripher gelegenen Eikern in grosser Anzahl. Bekanntlich kommt bei den Physophoriden in der medusoiden Geschlechtsglocke nur ein einziges Ei zur Entwicklung. Dasselbe wird von den dünnen Wandungen der Glocke wie von einer Membran dicht umhüllt, so dass nur ein kleiner Zwischenraum übrig bleibt (Taf. IX Fig. 10 *g*). Mit Constanz finden sich nun in diesem Zwischenraum bei allen Eiern, die einen Eikern besitzen, zwei 36 μ grosse Protoplasmakügelchen (*r*). Sie liegen auf der Dotteroberfläche stets an der Stelle, wo man den Eikern (*e*) wahrnimmt. In ihrer Mitte enthalten sie eine oder mehrere kleine Kernvacuolen, die bei Essigsäurezusatz schärfer umgrenzt werden und dadurch deutlicher hervortreten (Taf. IX Fig. 5). Oft ist das eine dieser Kügelchen durch einen dünnen lamellösen Stiel mit dem Ei noch in Verbindung. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in diesen Gebilden die Richtungskörper des Siphonophoreneies vor uns haben. Dieselben werden bei der Ablage des Eies zugleich mit den Wandungen der medusoiden Glocke abgestreift und sind daher bis jetzt trotz ihrer ziemlich ansehnlichen Grösse noch von keinem Forscher beobachtet worden.

An den Eiern der zweiten Siphonophore, des Hippopodius gleba,

habe ich vor zwei Jahren in Villafranca im Mai einige Beobachtungen gemacht und benutze ich hier die damals von mir aufgezeichneten kurzen Notizen, da sie mir geeignet erscheinen die von P. E. Müller beschriebenen, so eigenthümlichen Verhältnisse aufzuklären.

Eine Geschlechtsglocke von Hippopodius umschliesst zahlreiche Eier, die sich gegenseitig abplatten. Auch hier findet man kurze Zeit vor der Eireife das Keimbläschen an der Peripherie vor und wenn dasselbe später geschwunden ist, gewahrt man an seiner Stelle den Eikern, einen kleinen hellen Körper, der ganz oberflächlich liegt und meist auf dem Durchschnittsbild an der Peripherie einen halbmondförmigen Ausschnitt bildet (Taf. IX Fig. 12 *e*). Aus einer Glocke isolirte ich derartige reife Eier durch vorsichtiges Zupfen mit der Nadel. Dieselben sind, wie schon Metschnikoff erwähnt, von einer dünnen Membran überzogen. Im Umkreis des Eikerns ist die Membran vom Dotter abgehoben und umgrenzt hier einen linsenförmig gestalteten Raum, den Mikropylhof Müller's (Taf. IX Fig. 12). In diesem beobachtete ich zwei bis drei protoplasmatische Körper (*r*), die eine sehr unregelmässige Form besassen, bald mehr kuglig, bald langgestreckt waren. So war z. B. einer derselben 19 μ breit und 57 μ lang. Müller hat diese Körper für umgewandelte Spermatozoen erklärt, eine Deutung, deren Richtigkeit ich bestreiten muss. Denn ich fand die Körper an Eiern, die aus der Glocke künstlich entleert mit Spermatozoen noch gar nicht in Berührung gekommen waren. Ferner sind die Spermatozoen, wie auch Müller hervorhebt, viel kleiner und anders gestaltet. Eine Quellung derselben ausserhalb des Eies dürfen wir aber wohl nicht annehmen, da etwas derartiges noch in keinem Falle hat beobachtet werden können.

Vor zwei Jahren war mir die Bedeutung der fraglichen Gebilde unklar geblieben; jetzt glaube ich nicht zu irren, wenn ich sie für Richtungskörper erkläre. Dafür spricht ihre Anzahl, ihre Lage über dem Eikern und ihre Grösse. Abweichend von andern Siphonophoren bleiben sie auf der Oberfläche des Dotters nach der Ablage der Eier deswegen noch haften, weil sie durch eine zarte Membran hier festgehalten werden. Die feine Spitze, welche nach Müller meist von einem der vermeintlichen Spermatozoen zum Eikern herantreten und diesen befruchten soll, ist das Protoplasmafädchen, durch welches der zuletzt gebildete Richtungskörper oft noch längere Zeit mit dem Dotter in Verbindung bleibt.

Die künstliche Befruchtung ist bis jetzt bei Hippopodius nur in seltenen Fällen gelungen. Auch mir schlugen alle damals vorgenommenen Versuche fehl. Nie erhielt ich zweigetheilte Eier.

Aehnliche Verhältnisse, wie bei den Medusen und Siphonophoren habe ich auch bei den Ctenophoren nachweisen können. In reifen Ctenophoreneiern fehlt nach den Angaben Kowalevsky's[1] jedwedes kernartige Gebilde, auch Richtungskörper werden von ihm nicht beschrieben. Desgleichen erwähnt Fol[2] in seiner Arbeit über Ctenophorenentwicklung weder des einen noch des anderen Gebildes. Den Nachweis, dass im frisch gelegten Ei ein kleiner Kern vorhanden ist, habe ich vor 2 Jahren bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über Toxopneustes an einer Beroe geführt. Geeigneter zu derartigen Studien sind die viel kleineren Eier von Gegenbauria cordata, welche ich diesen Winter zu beobachten Gelegenheit hatte. Das vollkommen durchsichtige Ei ist von einer sehr breiten Gallertzone umgeben und zeigt in sehr deutlicher Weise ähnlich wie Physophora eine Sonderung in eine protoplasmatische schmale Rindenschicht und in eine aus Dotterkugeln bestehende Marksubstanz (Taf. IX Fig. 8). Die wasserhellen Dotterkugeln sind im Centrum am grössten, nach der Peripherie kleiner; sie werden nur durch dünne Protoplasmaschichten von einander getrennt; durch gegenseitigen Druck platten sie sich ab, so dass auf dem Durchschnitt hexagonale Figuren entstehen. Mit Constanz bemerkte ich auf der Oberfläche eines jeden Eies zwei nebeneinander liegende kleine Protoplasmakügelchen (*r*) von 7,2 μ Durchmesser. Ein jedes birgt in seinem Innern eine helle Vacuole. Bei Osmium- und Carminbehandlung gerinnt dieselbe und färbt sich intensiv roth. Es sind mithin die beiden Kügelchen kleine kernhaltige Zellen. Hierauf und auf ihr constantes Vorkommen in der Zweizahl gründe ich ihre Deutung als Richtungskörper. In ihrer Nachbarschaft stiess ich zuweilen noch auf ein drittes Kügelchen, das gleichfalls ein Kernchen umschloss. Seine Bedeutung ist mir unklar geblieben! Vielleicht könnte es ein der Dotteroberfläche anhaftendes Spermatozoon sein. Den Eikern (*e*) habe ich im frischen Zustand nicht wahrgenommen, mit voller Deutlichkeit dagegen an jedem Ei nachgewiesen, das mit Osmium-Carmin behandelt worden war. Er liegt am Uebergang der Rinden- und Markschicht, besitzt

---

[1] Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mémoires de l'Académie impériale de St. Pétersbourg. 1866.

[2] Fol. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Inauguraldiss. Berlin 1869.

einen Durchmesser von 8 μ und enthält einen kleinen Nucleolus. Bemerkenswerth ist, dass ich den Eikern selten unterhalb der Richtungskörper sondern in geringerer oder grösserer Entfernung von denselben unter der Eirinde antraf. Er muss also in diesem Fall eine Lageveränderung erlitten haben. Da eine solche bei Asteracanthion u. a. auch eintritt, so kann aus diesem Moment ein Bedenken gegen die Deutung der beiden kernhaltigen Protoplasmakügelchen als Richtungskörper wohl nicht erwachsen.

## 2. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Würmer.

Die Objecte, durch deren Studium in den letzten Jahren unsere Kenntniss von den ersten Entwicklungsvorgängen im Ei besonders gefördert worden ist, waren hauptsächlich aus dem Kreis der Würmer gewählt. Die Eier der Hirudineen, Nematoden und Ascidien gaben hier wichtige Aufschlüsse über die Umbildung des Keimbläschens, über die Bildungsweise der Richtungskörper, über die Copulation zweier Kerne.

An die genannten Arten kann ich als ein weiteres zur Untersuchung recht günstiges Object das Ei von Sagitta anreihen. Dasselbe ist schon vor längerer Zeit von Gegenbaur[1] und Kowalevsky[2] untersucht worden. Ersterer beschreibt im Centrum des frisch gelegten Eies als Keimbläschen ein isolirbares festes, gelbliches Bläschen, welches keine Keimflecke enthält. Während der Theilung sah er die Dottermolecüle um den Kern in radienförmigen, gegen die Peripherie sich verlierenden Streifen angeordnet. Richtungskörper sind weder von Gegenbaur noch auch von Kowalevsky wahrgenommen worden. Auf die im Februar dieses Jahres erschienene vorläufige Mittheilung von Fol[3] werde ich in der Darstellung meiner Beobachtungen zu sprechen kommen.

Die Keimbläschen der unreifen Eier von Sagitta sind dadurch ausgezeichnet, dass sie an Stelle eines einfachen grossen Keimflecks eine Anzahl kleiner Nucleoli besitzen, die meist der Kernmembran anlie-

---

[1] Gegenbaur. Ueber die Entwicklung der Sagitta. Abh. der naturf. Gesellschaft in Halle. 1857.

[2] Kowalevsky. Embryol. Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg. T. XVI No. 12. 1871.

[3] Fol. Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Comptes rendus 5. février 1877.

gen Taf. X Fig. 13). Ausserdem lassen sie in ihrem Innern eine netzförmig ausgebreitete Substanz erkennen, in welche grössere und kleinere Körnchen eingestreut sind. Auch hier löst sich das Keimbläschen auf, nachdem es an die Oberfläche des Dotters emporgestiegen ist und zwar noch innerhalb des Ovarium.

Zur Untersuchung mit Reagentien verschaffte ich mir reife noch unbefruchtete Eier, indem ich Sagitten mit prall gefüllten Geschlechtsorganen zerschnitt und allmälig die Geschlechtsproducte aus der Schnittöffnung austreten liess. Die reifen Eier sind ziemlich gross aber vollkommen durchsichtig. Sie bestehen aus kleinen hellen Dotterkügelchen, die dicht aneinander grenzend in ein feines Protoplasmanetzwerk eingebettet sind. Die Oberfläche wird von einer doppelcontourirten, dicht aufliegenden Membran überzogen. Von einem kernartigen Gebilde ist im frischen Zustande auch keine Spur wahrzunehmen. Behandelt man dagegen die Eier mit 2% Essigsäure, so wird in der Dotterrinde ein Bündel glänzender Stäbchen sichtbar (Taf. X Fig. 10 *a*). Dieselben sind kurz aber verhältnissmässig breit und von einem zum andern Ende gleichmässig beschaffen. Ein Durchschnittsbild senkrecht zur Längsachse des Bündels ergibt einen Kreis von deutlich hervortretenden Körnchen. Wir haben hier eine modificirte Form der Kernspindel vor uns. In welcher Weise dieselbe aus dem Inhalt des Keimbläschens entsteht, konnte von mir nicht ermittelt werden.

An künstlich befreiten Eiern kann man die Bildung der Richtungskörper am lebenden Object leicht verfolgen, man sieht an einer Stelle der Dotteroberfläche einen kleinen Protoplasmahügel sich emporwölben und abschnüren und nach Ablauf von etwa einer viertel Stunde denselben Vorgang sich wiederholen. Noch vor der Abschnürung des ersten Richtungskörpers hat sich der Dotter von der Eihaut etwas zurückgezogen. Bei aufmerksamer Betrachtung wird man jetzt im Ei an dem Pol, welcher den Richtungskörpern entgegengesetzt ist, eine schwache Strahlung wahrnehmen. Dieselbe verharrt noch längere Zeit in diesem Zustand, erst von dem Augenblicke an, wo der zweite Richtungskörper hervorzuknospen beginnt, wird sie zusehends deutlicher und rückt nach der Eimitte (Taf. X Fig. 11). Bald dringen von hier aus die Radien bis zur Dotteroberfläche vor. So beobachten wir hier dasselbe Phänomen wie bei Asteracanthion. Es scheint als ob das Plasma, wenn es von den Theilungsvorgängen am Richtungskörperpol beherrscht wird, auf den vom Spermakern

ausgeübten Reiz noch nicht in so ausgiebiger Weise wie später reagiren kann.

Der Eikern wird am lebenden Objecte etwa eine viertel Stunde nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers sichtbar (Taf. X Fig. 12 *e*). Er entsteht in einem körnchenfreien homogenen Fleck der Dotterrinde dicht unter der Abschnürungsstelle der Richtungskörper zunächst als eine kleine Vacuole, dann vergrössert er sich und umgibt sich, indem er centralwärts wandert, mit einem Strahlensystem (Taf. X Fig. 11). Gleichzeitig taucht auch in der anderen Strahlung eine kleine Vacuole, der Spermakern, auf. Indem sich beide Kerne gleichmässig vergrössern und sich mit ihren Strahlensystemen vorwärts bewegen, begegnen sie sich in der Eimitte. Sie erreichen jetzt ein jeder einen Durchmesser von 14 μ (Taf. X Fig. 18). Mit zugespitzten Enden legen sie sich aneinander und nehmen an den Berührungsstellen eine dunklere Beschaffenheit an. Es schien mir als ob die festeren Kernbestandtheile sich hier ansammelten, während die flüssigeren nach den andern Seiten hinwichen. Dann verschwinden beide Kerne und es bildet sich eine Doppelstrahlung aus, in welcher Essigsäure eine Spindel zum Vorschein bringt.

Die hier referirten Beobachtungen stimmen mit den vorläufigen Mittheilungen Fol's überein. Nur wird von ihm die durch Essigsäure nachzuweisende Richtungsspindel und die modificirte Beschaffenheit derselben nicht erwähnt.

Den Resultaten, welche mir die Untersuchung der Sagitteneier geliefert hat, lasse ich eine Anzahl Beobachtungen nachfolgen, die an Eiern von Alciope, Häemopis und Ascidia intestinalis von mir angestellt worden sind, sich aber nur auf einzelne Stadien in den ersten Entwicklungsvorgängen beziehen.

Ein in einem Glas gehaltenes Alciopeweibchen hatte vor ihrem Absterben eine grössere Anzahl in Gallerte eingehüllte Eier abgesetzt. Dieselben enthielten in der protoplasmatischen Grundsubstanz grosse dicht gedrängt bei einander liegende Dotterkörner (Taf. X Fig. 15). Nur ein kleiner ovaler Ausschnitt in der Eirinde blieb frei von ihnen und liess das feinkörnige Protoplasma in grösserer Ansammlung zu Tage treten. Bei Zusatz von 2 % Essigsäure erkannte ich in dieser Stelle eine ansehnliche fasrige Richtungsspindel, die in einem Eiradius gelegen mit ihrer einen Spitze an die Dotterperipherie anstiess. Um jede Spitze war eine Strahlung wahrzunehmen. Eine Weiterentwicklung trat an den Eiern nicht ein, auch bot sich später keine Gelegenheit die mitgetheilte Beobachtung weiter zu vervollständigen,

doch lässt sich schon aus ihr der Schluss ziehen, dass auch bei Alciope in der von anderen Objecten bekannten Weise Richtungskörper gebildet werden.

Die Eier von Ascidia intestinalis erwiesen sich mir als besonders geeignet, um an ihnen die feinere Zusammensetzung des Keimflecks zu untersuchen. Schon sehr junge Eier besitzen hier einen einzigen recht ansehnlichen Keimfleck, an dem sich im frischen Zustand zwei verschiedene Theile leicht unterscheiden lassen. Die Hauptmasse, welche ich Nuclein (*n*) nennen will, ist stärker lichtbrechend und fettig glänzend und umgibt auf dem Durchschnittsbild entweder ringförmig oder halbmondförmig den kleineren helleren kugligen Theil, das Paranuclein (*p*) (Taf. X Fig. 17 *b*). In Essigsäure gerinnt letzteres dunkelkörnig (Taf. X Fig. 17 *c*). Bei Behandlung mit Osmiumsäure und Beale'schem Carmin in der früher angegebenen Weise färbt es sich rasch und dunkel, so dass es eine Zeit lang als dunkelrothes Kügelchen von der noch ungefärbten, es umschliessenden Hülle abgegrenzt werden kann (Taf. X Fig. 17 *a*).

Von einer Untersuchung der Bildungsweise der Richtungskörper nahm ich Abstand, da Phallusia mammillaris, deren Eier wohl am besten zu derartigen Beobachtungen geeignet sind, nur schwer zu beschaffen gewesen wäre. Ausserdem wurde das Vorhandensein von Richtungskörpern schon von Fol in einer vorläufigen Mittheilung gemeldet. Wie aus derselben hervorgeht, sind es nicht die sogenannten Testazellen, in welchen Semper die Richtungskörper des Ascidieneies erblickt hat. Während die Testazellen schon im Ovarium entstehen, werden die Richtungskörper erst in einer späteren Zeit gebildet.

Was das dritte der oben namhaft gemachten Objecte, Haemopis vorax, anbetrifft, so veranlassen mich die bei Asteracanthion erhaltenen Resultate noch einmal auf einige Befunde zurückzukommen, welche ich bereits früher bei der Untersuchung der Eierstockseier von Haemopis erhalten, aber in der darüber handelnden Schrift nur kurz beschrieben habe.

Wie dort schon hervorgehoben wurde, erhielt ich bei Durchmusterung der reifen Eierstockseier zuweilen auch Bilder von Kernspindeln, die noch nicht die regelmässige Beschaffenheit besassen, und betrachtete ich dieselben als früheren Bildungsstadien angehörig. Auch machte ich auf eine mir damals auffällige Erscheinung aufmerksam, dass häufig an solchen Präparaten neben einem der beiden Spindelenden noch ein kleines rundes Kügelchen zu bemerken

sei, das sich in Carmin färbe und daher wohl auch als Kerntheil in Anspruch genommen werden müsse. Diese Befunde erhalten jetzt erst ihre wahre Bedeutung, nachdem es mir bei Asteracanthion möglich war, Schritt für Schritt die Umbildung des Keimbläschens zu beobachten. Da ich es damals unterlassen hatte, von diesen Stadien Abbildungen in meine Arbeit mit aufzunehmen, habe ich jetzt noch einige schon früher entworfene Zeichnungen auf Tafel X Fig. 14 *a—c*) zusammengestellt.

Man sieht in Fig. 14 zwei Kerntheile nahe beisammen liegen, einen fasrig spindelförmigen und ein Kügelchen, das ich bald von grösserem bald von geringerem Umfang antraf. Beide Gebilde sind entweder von einem hellen Hof (Fig. 14 *b*) oder von Resten der Keimbläschenmembran (Fig. 14 *a*) umgeben oder sie liegen ganz im Eidotter (Fig. 14 *c*). In seltenen Fällen ist der kuglige Kerntheil von der Spindel durch einen grösseren Zwischenraum getrennt, stets fehlt er in Eiern, an denen die Bildung der Richtungskörper beginnt. Diese Bilder entsprechen vollkommen den von Asteracanthion auf Taf. VIII dargestellten Befunden, so dass wir hieraus auf eine weitere Verbreitung der dort an lebenden Objecten beobachteten Vorgänge schliessen können.

### 3. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Echinodermen.

Die an Asteracanthion erhaltenen Resultate veranlassten mich mein erstes Untersuchungsobject, das Ei der Seeigel, noch einmal vorzunehmen. Denn vor zwei Jahren hatte ich hier keine Richtungskörper beobachten können und hatte auf eine Reihe von Befunden gestützt es wahrscheinlich zu machen gesucht, dass der Eikern direct aus dem Inhalt des sich auflösenden Keimbläschens und zwar vom Keimfleck desselben abstammt[1]). Gegen die Richtigkeit dieser Ansicht wurden von verschiedenen Seiten, von Bütschli[2]), Strasburger[3]) und namentlich von van Beneden[4]) Bedenken laut, welche besonders darin gipfelten, dass ich die Richtungskörper bei Toxopneustes übersehen habe, dass

[1] Oscar Hertwig. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Erster Theil, Morph. Jahrb. Bd. I. pag. 347.

[2] Bütschli. Abhandl. der Senckenb. naturf. Gesellschaft. Bd. X.

[3] Strasburger. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. 1876.

[4] van Beneden. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2me série t. LXI. 1876.

die Richtungskörper ausgestossene Kerntheile seien. Trotzdem hielt ich in meiner zweiten Schrift[1] an meiner früheren Deutung fest. Denn erstens war es nichts weniger als erwiesen, dass Richtungskörper überall gebildet werden müssen, da an zahlreichen und günstigen Objecten von sorgfältigen Forschern deren keine beobachtet worden waren. Hierbei sprach in hohem Grade zu Gunsten meiner Ansicht der Umstand, dass gerade bei Eiern, in denen ein Eikern oder ein Fortbestand des Keimbläschens beschrieben worden war, auch Richtungskörper nicht bekannt waren.

Zweitens zeigte ich, dass bei Nephelis die Richtungskörper nicht ausgestossene Kerntheile, sondern durch einen echten Theilungsprocess gebildete Zellen sind. Meine älteren und meine neuangestellten Beobachtungen liessen sich daher recht gut vereinigen und standen nicht in Widerspruch zu einander, sowie man annahm, dass die in ihrer Bedeutung vollkommen räthselhafte Bildung der Richtungskörper ein Vorgang ist, der entweder in einzelnen Thier-Abtheilungen in die Eientwicklung eingeschoben oder wenn ursprünglich allgemein vorhanden, in einzelnen Abtheilungen späterhin sich rückgebildet hat.

Ich nahm daher zwei Fälle in der Entstehung des Eikerns an, einen Fall, in welchem der Eikern direct aus der Kernsubstanz des Keimbläschens hervorgeht, und einen zweiten, wo dieser Vorgang durch das Dazwischentreten der Bildung der Richtungskörper weiter complicirt ist.

Zu einem ganz ähnlichen Resultate ist Fol in einer am 5. Februar 1877 erschienenen vorläufigen Mittheilung gelangt[2]. Auch ihm war es nicht geglückt bei der Untersuchung der Seeigeleier Richtungskörper aufzufinden. Ueber die Genese des Eikerns war er noch zu keinem Resultat gekommen. Fol unterscheidet daher im Thierreich gleichfalls zwei, wie er sagt, wohlbegrenzte Fälle. »Dans le premier cas, qui est celui de l'oursin, l'ovule, au moment de la ponte, est déjà dépourvu de sa vésicule germinative et ne possède qu'un pronucléus femelle: celui-ci se fusionne, par suite de la fécondation, à un pronucleus mâle renfermant la substance du spermatozoaire, et le développement a lieu sans expulsion préalable de corpuscules de rebut. Dans le second cas, qui est celui de la grande majorité des ani-

[1] Morph. Jahrbuch. Bd. 3.

[2] Fol. Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Comptes rendus. 1877.

maux. l'ovule pondu possède encore une vésicule et souvent une tâche germinative. Ces deux éléments disparaissent et la majeure partie de leur substance est expulsée du vitellus sous forme de corpuscules, le reste entrant dans la composition d'un pronucléus femelle«.

Als ich im December des verflossenen Jahres die Untersuchung an den Seeigeln wieder aufnahm, glückte es mir auch diesmal nicht weder an abgelegten Eiern eine Spur von Richtungskörpern zu entdecken, noch bei Zerzupfung des Ovarium und Durchmusterung zahlreicher Präparate zwischen unreifen und reifen Eiern Entwicklungszustände wie bei Asteracanthion aufzufinden. Ich stellte daher den Versuch an, ob nicht vielleicht auch bei den Seeigeln der Reife nahe stehende Eier sich weiter entwickeln, wenn sie in das Meerwasser gebracht werden. Ich legte Ovarienstücke in ein Uhrschälchen und durchmusterte bei schwacher Vergrösserung nach einiger Zeit von den ausgetretenen Eiern diejenigen, welche noch ein Keimbläschen besassen. Der Versuch glückte. Bei einer Anzahl von Eiern trat in der That eine Weiterentwicklung ein. Indem ich nun solche Objecte isolirte, wurde es mir möglich, bei Sphaerechinus brevispinosus sowohl am lebenden Ei die Umwandlung auf dem Objectträger zu verfolgen, als auch einige Entwicklungszustände mit Reagentien zu fixiren, und ich kann den Nachweis führen, dass mir bei meinem früheren Untersuchungsverfahren wichtige Umbildungsstadien nicht zur Beobachtung gekommen sind und dass die von mir früher als wahrscheinlich hingestellte Deutung eine verfehlte ist.

Zunächst habe ich meine frühere Schilderung von der Beschaffenheit des stets in der Einzahl vorhandenen Keimflecks zu ergänzen. Derselbe wird wie bei Asteracanthion aus zwei Substanzen zusammengesetzt. Die eine derselben, das Paranuclein (*p*), ist an Volum geringer und liegt als Scheibe dem Nuclein (*n*) auf oder ist als Kügelchen in eine Aushöhlung des letzteren eingebettet (Taf. X Fig. 16 *a—c*).

Da ich Eier mit Keimbläschen immer nur in sehr geringer Anzahl antraf, so habe ich die ersten Umbildungsstadien bei Sphaerechinus brevispinosus nicht untersucht: meine Beobachtung setzt erst da wieder ein, wo das Keimbläschen bereits geschwunden ist. An solchen Eiern ist am lebenden Object in der Dotterperipherie eine Doppelstrahlung zu erkennen, welche weit grösser und deutlicher ist als bei Asteracanthion. Bei Zusatz von Essigsäure kann in der Doppelstrahlung eine langgestreckte Richtungsspindel und in dersel-

ben eine mittlere Verdichtungszone mit Leichtigkeit nachgewiesen werden.

Die Bildung der Richtungskörper wurde an lebenden, in Meerwasser auf dem Objectträger isolirten Eiern im Zusammenhang verfolgt. Sie verläuft in derselben Weise, wie bei Asteracanthion, mit dem einzigen Unterschied, dass bei den Seeigeln die erste und die zweite Richtungsspindel grösser und die Ansammlung homogener Substanz und die Dotterstrahlung beträchtlicher sind. Auch konnten hier ohne Anwendung von Reagentien die verdichteten Partien in der Spindel und die Kerntheile in den Richtungskörpern von der protoplasmatischen Grundsubstanz des Eies unterschieden werden.

Nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bleibt die Hälfte der Doppelstrahlung in der Dotterrinde zurück und es folgt jetzt das Stadium, wo der Eikern entsteht. Dasselbe habe ich nicht verfolgen können, da die isolirten Eier mir zu dieser Zeit unter dem Deckgläschen abstarben und da ich neue Untersuchungen nicht vornehmen wollte. Einem Zweifel kann es ja ohnehin nicht unterliegen, dass die Vorgänge hier ganz dieselben sind, wie ich sie bei Nephelis, Asteracanthion und zahlreichen andern Objecten beobachtet habe.

Die von VAN BENEDEN und STRASBURGER ausgesprochenen Vermuthungen habe ich somit bestätigen können. Die Bilder, welche vor zwei Jahren von mir beobachtet und als Umwandlungsstadien gedeutet wurden[1], sind durch pathologische Veränderung der untersuchten Eier hervorgerufen worden, wie dies auch FOL bemerkt[2], sei es in Folge von Druck des Deckgläschens, sei es durch Eindunsten der in geringen Mengen vorhandenen Ovarialflüssigkeit, welche ich damals als indifferentes Medium glaubte anwenden zu müssen.

Es bleibt jetzt noch der Umstand zu erklären, warum bei den Seeigeln an reifen Eiern die Richtungskörper fehlen, während sie ja an anderen Objecten, wie den Hirudineen, Mollusken etc. noch bei weit vorgeschrittener Furchung nachzuweisen sind. Den Grund glaube ich darin zu finden, dass bei den Seeigeln die Bildung der Richtungskörper im Ovarium zu einer Zeit erfolgt, wo die Eier noch keine derbe Membran besitzen, sondern allein von der breiten radiär gestreiften Zona pellucida umhüllt sind. Die Richtungskörper blei-

[1] Morph. Jahrb. Bd. I. Taf. X Fig. 3—5.

[2] FOL. Archives des sciences physiques et naturelles de Genève. 1877.

ben daher nach ihrer Hervorknospung mit dem Ei in keinem weiteren Zusammenhang, sondern gerathen in die umgebende Ovarialflüssigkeit. Hieraus erklärt es sich, dass dieselben bei den Seeigeln wie in so manchen andern Fällen bis jetzt vermisst worden sind.

Fast gleichzeitig und unabhängig von mir hat Fol[1]) auf Grund erneuter Untersuchungen, welche er an den Ovarialeiern von Sphaerechinus vorgenommen hatte, die Richtungskörper bei den Seeigeln entdeckt. Derselbe sah indessen nur einen einzigen Richtungskörper sich bilden, da ihm die Eier in der Untersuchungsflüssigkeit absterben. Endlich sind noch in jüngster Zeit von Psammechinus miliaris[2]) zwei Richtungskörper durch Giard in einer vorläufigen Mittheilung beschrieben worden.

An den Eiern der Seeigel habe ich noch eine Reihe physiologischer Experimente angestellt, auf die ich hier kurz eingehen will. So habe ich erstens die Frage untersucht, wie lange die Eier, im Meerwasser aufbewahrt, noch befruchtungsfähig bleiben und wie in pathologischen Eiern die Befruchtungserscheinungen sich gestalten. Hierbei bin ich zu folgenden Ergebnissen gelangt.

Nach 6—8 Stunden entwickelten sich fast alle Eier mit wenigen Ausnahmen normal. Der Dotter zog sich von der Membran sofort bei der Befruchtung zurück und nach etwa 2 Stunden erfolgte regelrechte Zweitheilung. Nach 16 und selbst nach 24 Stunden trat bei einem Theil der Eier noch normale Weiterentwicklung ein. Indessen blieb hier die Eihaut der Dotteroberfläche meist anhaften oder hob sich nur wenig von ihr ab. Erst im Laufe des zweiten Tages waren alle unbefruchteten Eier im Meerwasser abgestorben.

Die mitgetheilten Versuche zeigen, dass die Seeigeleier nach ihrer Ablage noch lange Zeit befruchtungsfähig sind. Sie unterscheiden sich hierdurch von den Eiern vieler anderer Thiere, so z. B. von den Eiern von Asteracanthion, mancher Mollusken wie Mytilus, die einige Stunden im Meerwasser liegend sich nicht mehr normal entwickeln.

Das Absterben der Eier erfolgt bei den Seeigeln allmälig und kann man bei Toxopneustes ähnliche Erscheinungen wie bei Asteracanthion beobachten, wenn die Spermatozoen mit pathologischen

[1] Fol. Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève 1877.

[2] Giard. Sur les premiers phénomènes du développement de l'oursin Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. 9. April 1877.

Eiern zusammentreffen. Statt eines tauchen jetzt 2, 4 und mehr Strahlensysteme im Dotter auf. Das in seinen Lebensenergieen geschädigte Protoplasma setzt dem Eindringen zahlreicher Spermatozoen keinen Widerstand mehr entgegen. Es entstehen anomale Kernfiguren verschiedener Art. Der Dotter zerklüftet in unregelmässiger Weise und zerfällt dann bald. Schon vor zwei Jahren habe ich auf solche anomalen Fälle aufmerksam gemacht und sie in gleicher Weise erklärt[1]). Dieselben sind jetzt auch von Fol beobachtet und auf das Eindringen zahlreicher Spermatozoen zurückgeführt worden.

Zweitens möchte ich noch auf den Einfluss, welchen verschiedene Temperaturgrade auf die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eizelle ausüben, die Aufmerksamkeit hinlenken. Derselbe ist ein ziemlich beträchtlicher. Als ich in Villafranca im Mai Seeigeleier untersuchte, beobachtete ich schon nach Ablauf einer Stunde Zweitheilung. In Messina dagegen, wo im Januar und Februar die Temperatur im Zimmer auf 10 und 6 Grad sank, nahmen die Vorstadien zur Theilung 2 bis 3 Stunden in Anspruch. Die Entwicklung war daher hier um mehr als das Doppelte verlangsamt. Eine systematische Prüfung der Frage, in welcher Weise verschiedene Temperaturgrade auf die Zelltheilung und namentlich auf die einzelnen Stadien der Kernmetamorphose einwirken, dürfte gewiss werthvolle Beiträge zur Anbahnung eines tieferen Verständnisses der Theilungsprocesse liefern.

## 4. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Mollusken.

Die Mollusken sind auf ihre embryonale Entwicklung von sehr zahlreichen Forschern untersucht, das Vorhandensein und die Bildung der Richtungskörper, welche meist erst einige Zeit nach der Eiablage eintritt, ist hier besonders häufig beobachtet worden. Auch über die schwieriger zu beobachtenden Vorgänge im Innern des Eies haben wir durch die Untersuchungen Bütschli's über Gastropoden und durch die Schriften Fol's über Pteropoden und Heteropoden wichtige Aufschlüsse erhalten. Ich kann dieselben ergänzen durch Beobachtungen, die an einer grösseren Anzahl von Arten vorgenommen wurden. Die Vertreter verschiedener Abtheilungen, einige Arten von Lamellibranchiaten Tellina, Cardium und Mytilus[1]), Landgastropoden, eine

[1]) Morph. Jahrb. Bd. I. Separatabdruck. pag. 37—38.

Gymnobranchie (Phyllirhoë) Heteropoden und Pteropoden wurden nach einander in das Bereich meiner Untersuchungen gezogen.

In erster Linie theile ich einige Beobachtungen mit, die ich über den feineren Bau des Keimflecks an einigen Lamellibranchiaten und Landgastropoden angestellt habe. Schon Leydig [1]) und Flemming [2]) haben hier auf einige interessante Thatsachen aufmerksam gemacht. Leydig beschrieb bei Cyclas cornea eine Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Theilen, wodurch derselbe eine achtförmige Gestalt erhält. Flemming beobachtete das Gleiche bei den Najaden und machte zuerst über die chemisch-physikalischen Eigenschaften der beiden Theile Angaben, die ich vollkommen bestätigen kann.

Bei Unio pictorum, einem Object, das zu derartigen Untersuchungen sehr geeignet ist, enthält das Keimbläschen einen Nucleolus von ganz beträchtlichen Dimensionen. Die eigenthümliche Form desselben fällt jedem Beobachter sogleich in die Augen (Taf. IX Fig. 16 *b*). Einem kugligen Hauptkörper (*n*) von 15 μ Grösse sitzt ein kleinerer halbkugliger Theil (*p*) von 5—6 μ Durchmesser fest auf und unterscheidet sich von ihm durch ein grösseres Lichtbrechungsvermögen und eine grössere Durchsichtigkeit. Beide Körper sind deutlich von einander abgegrenzt. Ihre Verschiedenheit tritt noch deutlicher hervor, wenn man Reagentien, sei es Essigsäure sei es färbende Mittel in Anwendung bringt. In 2—5 % Essigsäure quillt der grössere kuglige Theil sehr stark um das doppelte und mehr und wird hierbei ganz durchsichtig, so dass seine Contouren kaum noch wahrzunehmen sind (Taf. IX Fig. 16 *a*); die ihm aufsitzende kleine Halbkugel dagegen quillt in etwas geringerem Maasse und ist als dunkler und scharf begrenzter Körper noch deutlich zu unterscheiden. Wenn man jetzt dem Präparat essigsaures Kali zusetzt, so schrumpfen die in Essigsäure gequollenen Kernmassen wieder und nehmen ihre frühere Form an (Taf. IX Fig. 16 *c*). Bei Anwendung von noch stärkeren Essigsäuren löst sich der grössere Theil des Keimflecks vollständig auf, während der kleinere noch erhalten bleibt. Will man auch diesen zum Verschwinden bringen, so muss man eine weitere Concentration der Säure eintreten lassen.

Der Keimfleck von Unio besitzt daher zwei chemisch verschie-

---

[1]) Leydig. Ueber Cyclas cornea. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1855.

[2]) Flemming. Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. der Kais. Akademie zu Wien. 71. Bd. 3. Abth. 1875.

dene Eiweisskörper. Von diesen besteht der in Essigsäure stärker quellende und leichter auflösbare, um mich der bei Asteracanthion angewandten Ausdrücke zu bedienen, aus Nuclein, der weniger quellbare und resistentere Körper dagegen aus Paranuclein. Flemming bezeichnet den letzteren (*p*) als Haupttheil, den ersteren (*n*) dagegen als Nebentheil. Er verbindet mit dieser Benennung die Hypothese, dass der Nebentheil ein constantes Quellungsproduct des Haupttheils, des eigentlichen Nucleolus sei, eine Auffassung, auf deren Berechtigung ich hier nicht näher eingehe, da ich nach der Richtung keine eigenen Untersuchungen vorgenommen habe.

Wie bei Anwendung von Essigsäure, so unterscheiden sich die beiden Bestandtheile des Keimflecks auch in ihrem Verhalten gegen Färbungsmittel. Auch diesen Punct hat Flemming bei den Najaden schon festgestellt. Wenn man Eier mit 1% Osmiumsäure behandelt und dann mit Beale'schem Carmin tingirt, so zieht das Paranuclein den Farbstoff rascher und stärker an. Bei längerer Einwirkung des Carmins gleicht sich der Unterschied mehr aus, kann aber wieder hervorgerufen werden, wenn man mit schwach ammoniakalischem Wasser das Präparat auswäscht. Es gibt dann das Nuclein seinen Farbstoff eher als das Paranuclein ab.

Denselben Bau, wie bei Unio, zeigt der Keimfleck bei Tellina (Taf. X Fig. 1), mit dem Unterschied, dass der aus Paranuclein bestehende Theil kleiner ist. Das Gleiche ist bei den Eiern unserer Landpulmonaten der Fall (Taf. IX Fig. 14 *a—d*). Der Keimfleck erreicht hier eine ganz ausserordentliche Grösse und lässt für gewöhnlich keine Zusammensetzung aus zwei Theilen erkennen. Dies rührt daher, dass das Paranuclein (*p*) eine sehr kleine, flache Scheibe bildet, die an Volum dem grossen anderen Theil (*n*) gegenüber fast verschwindet und oft auch in eine grubenförmige Vertiefung desselben eingebettet ist (Fig. 14 *c*, *d*). Der Keimfleck muss, um beide Theile erkennen zu lassen, günstig gelagert sein in der Weise, dass man den kleinen Körper seitlich dem grossen ansitzen sieht. Leichter wird die Unterscheidung, wenn bei Zusatz von Essigsäure das Nuclein gequollen ist und die resistentere aus Paranuclein bestehende Scheibe allein als dunkles kleines Körperchen aus dem Inhalt des Keimbläschens hervortritt. —

Nach diesen Bemerkungen über den Bau des Keimflecks bespreche ich die Bildungsweise der Richtungskörper, die bei Mytilus, bei Cymbulia und Tiedemannia, bei Phyllirhoë und Pterotrachea, Schritt für Schritt verfolgt wurde.

Die Untersuchung von Mytilus hielt ich für besonders geboten, weil gerade durch das Studium der Lamellibranchiaten die Ansicht gewonnen und begründet worden war, dass der Richtungskörper der ausgestossene Keimfleck ist. Es war dies zuerst durch Loven[1] in seinem vielfach citirten Aufsatz über Mollusca acephala auf Grund ausgedehnter Untersuchungen an Modiolaria, Cardium, Patella und Solen geschehen. Nach diesem sorgfältigen Forscher soll das Keimbläschen eine verschwommene Gestalt annehmen, an die Oberfläche rücken und hier den Keimfleck als Richtungskörper austreten lassen. Diese Angaben Loven's würden wohl nicht eine so grosse Bedeutung gewonnen haben, wenn man bei der Verwerthung derselben einen späteren Zusatz auch berücksichtigt hätte. Hier erklärt Loven, dass er die Entstehung der Richtungskörper aus dem Keimfleck nicht beobachtet sondern nur erschlossen habe, weil das Ei keinen anderen ihnen gleichenden Theil zu enthalten schiene, und fügt selbst hinzu, seine Deutung möge gelten, bis eine bessere gegeben werde.

Indem ich hinsichtlich der übrigen Literatur auf die ausführliche Zusammenstellung Fol's[2] verweise, hebe ich nur das eine noch hervor, dass alle Beobachter einstimmig ein kernloses Entwicklungsstadium im Ei der Lamellibranchiaten beschreiben.

Reife unbefruchtete Eier von Mytilus konnte ich mir in den Monaten October und November mit Leichtigkeit verschaffen. Wenn ich eine Anzahl vom Fischmarkt bezogener Thiere in Gläser mit Meerwasser isolirte, so konnte ich bei einigen derselben die Entleerung ihrer Geschlechtsdrüsen nach einiger Zeit beobachten. Es wurden hierbei die Eier in einem Strahl stossweise aus dem Oviduct durch die halb geöffneten Schalen in das umgebende Wasser ausgetrieben.

Die Eier sind ausserordentlich klein, trotzdem aber im lebenden Zustand zur Erkennung der Kerntheile im Dotter wenig geeignet, weil das Protoplasma durch kleine glänzende Körnchen in hohem Grade getrübt ist. — Das frisch gelegte Ei wird von einer festen doppelt contourirten und glatt aufliegenden Membran umschlossen. Da es sein Keimbläschen bereits verloren hat, scheint es, wenn man sich mit der Untersuchung im frischen Zustand schon begnügen wollte, kernlos zu sein. Man wird indessen bald sein Urtheil än-

[1] Loven. Archiv f. Naturgeschichte 1849.
[2] Fol. Études sur le développement des Mollusques 1875.

dern, sowie man die Eier in geeigneter Weise mit Reagentien behandelt. Ich kann hier folgendes Verfahren empfehlen. Man übergiesse die Eier mit 1 oder 2 % Essigsäure und bringe sie nach einer viertel Stunde in absoluten Alkohol und nach einiger Zeit in ziemlich concentrirtes Glycerin. Hierdurch gewinnt der Dotter einen genügenden Grad von Durchsichtigkeit und die Kerntheile treten meist recht deutlich hervor.

An allen frisch gelegten Eiern kann in ihrer Peripherie oder nahe derselben eine kleine Richtungsspindel nachgewiesen werden, um deren beide Spitzen eine schwache Dotterstrahlung sich vorfindet (Taf. X Fig. 2*a*). Die feinen Spindelfasern sind in ihrer Mitte zu einem glänzenden Korn angeschwollen. Ausserdem liegt in der Nähe dieses Gebildes meist noch ein von der übrigen Dottersubstanz verschiedenes Kügelchen *b*, das in der Grösse von 3 μ zu 5 μ variirt und zuweilen auch in zwei Hälften getheilt auftritt. Man kann schwanken, ob es ein besonders beschaffenes Dotterelement oder ein aus Kernsubstanz bestehender Theil ist. Da indessen das Kügelchen einige Zeit nach der Befruchtung verschwunden ist und die Befunde auffallend an die bei Asteracanthion und Nephelis erhaltenen erinnern, so glaube ich mich für das letztere entscheiden zu müssen. Wir würden mithin im frisch gelegten Ei von Mytilus auch noch zwei aus dem Inhalt des Keimbläschens stammende Kerntheile antreffen, eine Spindel und einen in beständiger Abnahme begriffenen kugelförmigen Rest des Keimflecks. In diesem Zustand verharrt das Ei, wenn es nicht befruchtet wird, und verliert schon nach wenigen Stunden seine Entwicklungsfähigkeit.

Die künstliche Befruchtung ist bei Mytilus leicht ausführbar. Eine unmittelbare Folge derselben ist die schon nach 15 Minuten beginnende und rasch ablaufende Bildung der Richtungskörper. Sie kann daher leicht im Zusammenhang verfolgt werden. An der Stelle, wo die Spindel liegt, ist am lebenden Objecte ein fast ganz körnchenfreier Fleck zu bemerken. Aus diesem bildet sich an der Peripherie des Eies ein Hügelchen (Taf. X Fig. 7 und durch Abschnürung der erste Richtungskörper, welcher die doppelt contourirte Eimembran bruchsackartig emporhebt (Taf. X Fig. 8). Ihm folgt bald 40 Minuten nach der Befruchtung der zweite Richtungskörper nach, der in gleicher Weise entsteht. Beide sind der Kleinheit des Eies entsprechend von sehr geringem Umfang und kann namentlich der an zweiter Stelle gebildete leicht übersehen werden, da er später oft plattgedrückt als linsenförmiger Körper in einem Grübchen

der Dotteroberfläche liegt (Taf. X Fig. 3). Beide sind fast ganz homogen und enthalten nur vereinzelte Dotterkörnchen.

Was die im Innern der Zelle sich abspielenden Vorgänge anbetrifft, so verkürzt sich am Beginn der Hügelbildung die Spindel, verbreitert sich dagegen und nimmt eine eiförmige Gestalt an (Taf. X Fig. 7). Mit ihrer peripheren Hälfte füllt sie das Protoplasmahügelchen fast vollständig aus. Hierbei spaltet sich die mittlere Verdichtungszone in zwei Hälften, die auseinanderrücken und nahe an die zwei Pole des eiförmigen Körpers zu liegen kommen.

Von den eben beschriebenen Stadien habe ich eine Reihe lehrreicher Präparate noch dadurch erhalten, dass ich mit Osmiumsäure behandelte und mit Beale'schem Carmin gefärbte Eier durch Salzsäureglycerin aufhellte. Während das Protoplasma sich fast vollkommen entfärbt, bleiben die Verdichtungszonen dunkel gefärbt, so dass sie mit ausserordentlicher Deutlichkeit zu erkennen sind. So findet man nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers zwei Kreise von 5—7 aus Kernsubstanz bestehenden Kügelchen, den einen Kreis in der Mitte des Richtungskörpers, den zweiten unter ihm in der Eirinde (Taf. X Fig. 8). Nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers ist die Kernsubstanz dann weiter in drei untereinanderliegende Theile gesondert (Taf. X Fig. 3). Zuweilen erkannte ich auch noch bei der erwähnten Behandlung in einiger Entfernung vom Richtungskörperpol im Dotter ein einziges dunkel gefärbtes Kügelchen (*s*), umgeben von einer matten Strahlung. Dasselbe ist, wie sich gleich zeigen wird, der Spermakern.

Von hier ab kann man wieder, wie in so vielen andern Fällen, die Erscheinung beobachten, dass die ursprünglich mehr dichten Kerntheile sich mit Kernsaft reichlich imbibiren und dadurch den Anblick von Vacuolen im Protoplasma gewinnen. Am lebenden Object bemerkt man bald nach der Hervorknospung des zweiten Richtungskörpers unter ihm einen hellen Fleck in der Dotterrinde und gleichzeitig einen zweiten gleichbeschaffenen Fleck im Centrum des Eies, man sieht dieselben sich vergrössern (Taf. X Fig. 4), auf einander zu rücken und verschmelzen, dann undeutlich werden und bald darauf eine Doppelstrahlung sich ausbilden.

Während dieser centralen Vorgänge ändert das Ei auch äusserlich seine Form in überaus characteristischer und eigenartiger Weise. Zur Zeit wo die Doppelstrahlung entsteht, bildet sich am vegetativen Ei-

pol[1], eine Hervorwölbung, so dass das Ei eine herzförmige Gestalt gewinnt. Man kann an ihm drei Höcker unterscheiden: zwei seitliche und einen mittleren am vegetativen Pol hervorspringenden. Dann beginnt die Theilung, indem unterhalb des Richtungskörpers eine Einschnürung sich bemerkbar macht Taf. X Fig. 5 : dieselbe verläuft aber nicht mitten durch das Ei hindurch, sondern schräg zu dem langgestreckten Kern; sie halbirt daher nicht das Ei sondern schneidet nur den einen seitlichen Lappen ab. So geht aus der ersten Furchung, welche als inaequale bezeichnet wird, eine kleine animale und eine grössere vegetative Zelle hervor. Letztere zeigt noch eine Zeit lang die Einschnürung, durch welche sie in einen grösseren und kleineren Lappen abgetheilt ist. Während die Einschnürung allmälig verschwindet, legen sich die kleine und grössere Zelle mit ihren Berührungsflächen glatt aneinander Taf. X Fig. 6), und nehmen eine jede eine halbkugelförmige Gestalt an.

Eine zweite Abtheilung der Mollusken, in welcher ich die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eizelle verfolgt habe, sind die Pteropoden. Hier fand ich in den Eiern von Tiedemannia Neapolitana und Cymbulia Peronii Objecte, welche zur Beobachtung im lebenden Zustand recht geeignet sind. Ueber dieselben hat Fol[2] vor zwei Jahren schon eingehendere Studien angestellt. Seine Resultate lassen sich indessen in manchen Puncten nicht unter das Schema bringen, das wir uns jetzt auf Grund ausgedehnterer Untersuchungen zu entwerfen berechtigt sind.

Nach Fol lässt sich im abgelegten Ei der Pteropoden beim Zusatz von Essigsäure eine einfache Strahlung inmitten einer am animalen Eipol befindlichen Ansammlung von homogenem Protoplasma nachweisen. Dieselbe theilt sich später in 2 Sterne, von denen einer auch ferner das Centrum des Protoplasma einnimmt, während der andere die Oberfläche erreicht und einen Richtungskörper bildet. Ein vom peripheren Stern im Ei zurückbleibender Theil mischt sich nach und nach mit dem Rest des Protoplasma. Der zweite grössere Stern dagegen lässt in seiner Mitte eine Vacuole entstehen: neben dieser tauchen zwei bis drei weitere auf: die Vacuolen verschmelzen und bilden den Kern des befruchteten Eies. Nie sah Fol zwei Körper

[1] Im Anschluss an andere Forscher bezeichne ich den Pol des Eies, an welchem die Richtungskörper gebildet werden, als animalen und den entgegengesetzten als vegetativen. Fol gebraucht hierfür die Ausdrücke, pol formatif und pol nutritif.

[2] H. Fol. Études sur le développement des Mollusques 1875.

hintereinander aus dem Dotter austreten, sondern immer einen einzigen, der sich bald darauf theilt.

Diese Angaben, nach welchen die Entstehung der Richtungskörper und des Furchungskerns bei den Pteropoden in etwas abweichender Weise verlaufen würde, kann ich nur zum Theil bestätigen.

Die in einer Gallertschnur abgelegten Eier von Cymbulia und Tiedemannia stehen gewöhnlich alle auf derselben Entwicklungsstufe und werden in dem Stadium abgelegt, wo das Keimbläschen geschwunden ist, die Bildung der Richtungskörper aber noch nicht begonnen hat.

Der hauptsächliche Inhalt des Eies sind dicht gedrängt bei einander liegende, in ein Protoplasmanetzwerk eingebettete Dotterkörner (Taf. XI Fig. 5, 9, 15, 16). Dieselben fehlen nur in einem kleinen Ausschnitt der Eiperipherie, wo sich eine Ansammlung von homogenem Protoplasma in Form einer biconvexen Linse vorfindet (Taf. XI Fig. 15). Das Protoplasma umschliesst eine Kernspindel, die mit ihrem einen Ende an die Oberfläche angrenzt. Von Strahlungen sind im frischen Zustand nur geringe Spuren zu sehen, wie dies überall bei körnchenfreiem Protoplasma der Fall ist.

Die Bildung der Richtungskörper beginnt einige Zeit nach der Eiablage und vollzieht sich in der bekannten Weise (Taf. XI Fig. 15). Wenn der erste Richtungskörper hervorgeknospt ist, bleibt er noch durch einen dünnen Strang mit der Mutterzelle in Verbindung. Nach kurzer Ruhepause folgt ihm der zweite Richtungskörper nach. Derselbe entsteht aber nicht, wie Fol angibt, durch Theilung des ersten, sondern genau ebenso, wie ich es bei Nephelis, Asteracanthion, Mytilus etc. beobachtet habe. Es ergänzt sich wieder die Spindelhälfte, welche nach der ersten Knospung im Ei geblieben ist, wie sich durch Reagentien feststellen lässt, zu einer vollständigen Spindel. Dann entsteht unterhalb des ersten Richtungskörpers ein homogener Protoplasmahügel. Dieser wird cylinderförmig (Taf. XI Fig. 16) und schnürt sich darauf als Kügelchen vom Ei ab. — An unserem Object muss hierbei noch besonders hervorgehoben werden, dass die Verdichtungszonen der Spindel in dem sehr klaren Protoplasma auch ohne Behandlung mit Reagentien als eine Reihe dunkelglänzender Körnchen oder kurzer Stäbchen unterschieden werden können.

Bald nach der Entstehung der Richtungskörper erscheint unter ihrer Austrittsstelle ein Häufchen kleiner Vacuolen, die mehr und mehr anwachsen, untereinander verschmelzen und so den

Eikern *e*) bilden Taf. XI Fig. 9, 17 *b*, *a*'. Gleichzeitig wird in einiger Entfernung eine isolirte vacuolenartige Stelle, der Spermakern Taf. XI Fig. 9 *s*) sichtbar. Von demselben konnte ich einen Faden *f*) ausgehen sehen und durch das homogene Protoplasma bis zur Dottergrenze verfolgen, wo er zwischen den nicht durchsichtigen Körnern verschwand. Auch der Spermakern vergrössert sich rasch und tritt an den Eikern heran, wobei ihm der feine Faden nachfolgt. Beide Kerne erreichen an der Oberfläche des Eies den ganz beträchtlichen Durchmesser von 28 μ (Taf. XI Fig. 5 u. 17 *a*).

Von dem Sichtbarwerden der beiden Kerne an hat an dem animalen Eipol die Ansammlung von dotterfreiem Protoplasma beträchtlich zugenommen. Die Dotterkörner werden immer mehr nach der entgegengesetzten Eihälfte zusammengedrängt Taf. XI Fig. 5). Der Eiinhalt scheidet sich in der Weise noch mehr in einen grösseren dotterhaltigen Theil und eine diesem aufliegende durchsichtige Protoplasmascheibe, welche die beiden conjugirten Kerne enthält. Im Innern der letzteren haben sich jetzt kleine Nucleoli in grösserer Anzahl ausgeschieden (Taf. XI Fig. 17 *a*, *b*). Ferner ist der feine Faden, den ich früher zwischen den Dotterkörnern verschwinden sah, in grosser Ausdehnung sichtbar geworden Taf. XI Fig. 5 *f*). Von den beiden Kernen aus kann man ihn durch Heben und Senken des Tubus verfolgen und in mehrfach geschlängeltem Verlauf den homogenen Kugelabschnitt durchsetzen sehen.

Von der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bis zum Beginn der Eitheilung verläuft ein Zeitraum von fast zwei Stunden. So kommt es, dass die beiden Kerne längere Zeit unverändert dicht unter der Oberfläche beobachtet werden.

Das erste Anzeichen der weiter eintretenden Veränderungen geben uns die Nucleoli des Ei- und Spermakerns. Dieselben zerfallen in Häufchen kleiner Körner, die sich beiderseits von der Conjugationsfläche ansammeln Taf. XI Fig. 5). Dann sieht man an zwei gegenüberliegenden Puncten dieser Fläche zwei matte Strahlensysteme auftauchen, die schon von Fol beschrieben worden sind. Plötzlich werden die Contouren der beiden Kerne undeutlich und es verschwinden rasch die beiden hellen vacuolenartigen Räume, indem sich offenbar das umgebende Protoplasma mit dem Kernsaft mischt. Der animale Pol des Eies besteht jetzt aus einer gleichartigen Protoplasmamasse, in welcher man in einiger Entfernung von einander zwei Strahlensysteme noch eben erkennen kann. Ausserdem ist auch der oben beschriebene vielfach geschlängelte Faden noch vorhanden.

Nach einer halben Stunde etwa nach der Umbildung der conjugirten Kerne macht sich unterhalb der zwei Richtungskörper die Theilungsfurche bemerkbar. Dieselbe durchschneidet allmälig zuerst die homogene Protoplasmascheibe und dringt von hier langsam in den aus Dotterkörnern bestehenden Theil vor. Die Theilung verläuft hier genau ebenso, wie es vom Ei einer Meduse, wo die Kernspindel gleichfalls nicht die Eimitte einnahm, beschrieben wurde. Es entstehen zwei Hälften, an denen man wie an der Mutterzelle einen protoplasmatischen und einen dotterhaltigen Theil unterscheidet. In ersterem treten gleich nach oder noch während der Theilung die Tochterkerne hervor, die rasch anschwellen und wiederum einen sehr beträchtlichen Umfang erreichen.

Wenn wir auf die mitgetheilten Beobachtungen einen Rückblick werfen, so finden wir in der Bildung der Richtungskörper und der zwei verschmelzenden Kerne keine Abweichung von dem an andern Objecten beobachteten Verlauf der Vorgänge. Dagegen sind wir auf eine interessante Erscheinung aufmerksam geworden, die nur im Ei von Cymbulia und Tiedemannia von mir gesehen wurde. Ich meine den feinen dünnen Faden, der von dem Spermakern ausgeht. Es scheint mir für denselben keine andere Erklärung möglich zu sein, als dass er der Geisselfaden des in das Ei eingedrungenen Spermatozoon ist. Hierfür spricht auch die Untersuchung reifer Spermatozoen aus der Samenblase. Dieselben sind von ganz ausserordentlicher Länge, so dass sie bei starker Vergrösserung zahlreiche Gesichtsfelder einnehmen. Sie gleichen hierin dem vielfach geschlängelten Faden im Ei. Der Befruchtungsvorgang bei Tiedemannia und Cymbulia wird sich daher in der Weise vollziehen, dass vor oder während der Ablage des Eies das befruchtende Spermatozoon am vegetativen Eipol eindringt, zwischen den Dotterkörnern eine Zeit lang verborgen bleibt und darauf während der Abschnürung der Richtungskörper nach dem entgegengesetzten Eipol vordringt. Hier wird der Spermakern durch Aufnahme von Kernsaft als eine kleine Vacuole deutlich. Der von ihm ausgehende Faden kömmt in immer grösserer Ausdehnung in den dotterfreien Eitheil zu liegen, an dem sich immer mehr homogenes Protoplasma anhäuft. Später wird der Geisselfaden während und noch nach der Zweitheilung aufgelöst.

In dieser Beobachtung finde ich einen weiteren Beweis für meine Ansicht, dass der Kerntheil des befruchtenden Spermatozoon die morphologische Grundlage für den Spermakern der Eizelle liefert.

Die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern von Pterotra-

chea. einer Heteropode. und von Phyllirhoë, einer Gymnobranchie, stimmen so vollständig überein, dass ich sie gemeinsam behandeln werde.

Bei den genannten Arten werden die Eier in grösserer Anzahl in einer Gallertschnur abgelegt, in welcher sie in einer Reihe in ganz regelmässiger Weise angeordnet sind. In jeder Schnur sind die einzelnen Eier nicht gleichalterig, sondern stehen, da sie successive abgelegt werden, auf verschiedenen Entwicklungsstufen. An dem zuerst ausgeschiedenen Ende der Gallertschnur liegen die ältesten und am entgegengesetzten Ende die jüngsten Eier. Die letzteren besitzen, wenn man eine Schnur von der Genitalöffnung des eierlegenden Weibchens ablöst, wie schon GEGENBAUR[1] hervorgehoben hat, noch ihr Keimbläschen.

Im frischen Zustande eignen sich die Eier von Pterotrachea und Phyllirhoë zur Untersuchung sehr wenig. Denn ihr Protoplasma ist mit grossen fettglänzenden Dotterkörnern dicht gefüllt und daher ziemlich undurchsichtig. Dagegen werden die Eier, wenn man sie in 2 % Essigsäure einlegt, recht brauchbare Objecte. Es quellen bei dieser Behandlung die Dotterkörner ein wenig und werden vollkommen durchsichtig. Infolge dessen treten zwischen ihnen die geronnenen feinen Protoplasmafäden in netzförmiger Anordnung zu Tage (Taf. XI Fig. 1 u. 2). Meine folgenden Mittheilungen beziehen sich allein auf derartig behandelte Objecte.

Wenn man das Keimbläschen, welches das Centrum des frisch gelegten Eies noch einnimmt, genauer untersucht, so vermisst man in demselben nucleolusartige Bildungen (Taf. XI Fig. 1 u. 2). Dagen lässt sich in seinem Inhalt, der in Folge der Essigsäureeinwirkung dunkelkörnig geronnen ist, ein fasriger Körper von Spindelgestalt unterscheiden. Zuweilen nimmt derselbe gerade die Mitte des Keimbläschens ein (Taf. XI Fig. 2), meist aber liegt er etwas excentrisch (Taf. XI Fig. 1). Er besitzt gerade denselben Durchmesser wie das Keimbläschen und berührt daher mit seinen beiden Spitzen zwei Pole desselben. An den Berührungspuncten ist die Kernmembran aufgelöst und das Protoplasma ringsum in Radien angeordnet. Mit andern Worten: An Stelle der Nucleoli liegt im Keimbläschen des frisch abgelegten Eies von Phyllirhoë und Ptero-

[1] GEGENBAUR. Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. 1855. pag. 180.

trachea eine Kernspindel mit zwei Strahlensystemen um ihre beiden Spitzen.

An wenig älteren Eiern wird die Membran des Keimbläschens ganz aufgelöst (Taf. XI Fig. 3). Die Spindel ist hierdurch frei geworden und liegt noch von einem Theil des geronnenen Kernsaftes umgeben im Centrum des Dotters. Von hier rückt sie allmälig nach dem animalen Eipol empor und lagert sich in der Richtung eines Eiradius. Da wo sie mit ihrem peripheren Ende an die Oberfläche des Dotters anstösst, ist die Rindenschicht desselben nabelförmig eingezogen (Taf. XI Fig. 8). Während die Spindel ihre Lage verändert, haben die Reste des Kernsafts, welche sie noch einhüllten, mit dem umgebenden Protoplasma sich gemischt. An Essigsäurepräparaten ist daher die dunkelkörnige Substanz in der Umgebung der Spindel geschwunden.

Bei der Bildung der Richtungskörper, welche sich an dieses Stadium anschliesst, treten uns genau die gleichen Erscheinungen wie an anderen Objecten entgegen. Ich übergehe sie daher und verweise nur auf die in Taf. XI dargestellten Figuren 10—12. Bemerkenswerth ist, dass die zweite Richtungsspindel an Grösse hinter der ersten weit zurückbleibt (vergl. Figur 8 mit Fig. 11).

Wenn die Richtungskörper hervorgeknospt sind, treten in der Eizelle bei Pterotrachea und bei Phyllirhoë zwei Kerne in der Form zweier kleiner Vacuolen auf — der Eikern und der Spermakern (Taf. XI Fig. 7). Der erstere wird in der Eirinde sichtbar und entwickelt sich aus der centralen Hälfte der zweiten Richtungsspindel. Der Spermakern wird gleichzeitig in einiger Entfernung von ihm beobachtet. Beide Kernchen sind gemeinsam von strahlenartig angeordnetem Protoplasma umgeben. Sie vergrössern sich, während die Strahlung abblasst und erreichen etwa denselben beträchtlichen Umfang wie im Ei der Pteropoden (Taf. XI Fig. 4 und 13). Darauf scheidet sich im Inhalt des conjugirten Ei- und Spermakerns bei Pterotrachea je ein grösserer Nucleolus (Taf. XI Fig. 4), bei Phyllirhoë deren zahlreichere aus (Taf. XI Fig. 13). Die Existenz dieser Nucleoli ist aber nur von kurzer Dauer. Denn sie verschwinden wieder, wie bei Cymbulia, einige Zeit vor Beginn der Eifurchung.

Nach dem Verschwinden der Nucleoli entwickelt sich an der Berührungsfläche der conjugirten Kerne an zwei entgegengesetzten Polen je eine Strahlung im angrenzenden Protoplasma (Taf. XI Fig. 14 *a*, *b*). Dann schwindet die Scheidewand der beiden Kerne

und man sieht in dem so entstandenen gemeinsamen Raum eine Anzahl feiner Fasern sich zwischen den beiden Strahlungen ausspannen (Taf. XI Fig. 14 *a*). Auf einem weiteren Stadium mischt sich der Inhalt der grossen Kernvacuole, welcher die Spindel umhüllt und meiner Ansicht nach nur noch den Kernsaft enthält, mit dem umliegenden Protoplasma. Hierdurch kommt die relativ kleine Spindel mit ihren beiden Strahlungen frei in den Dotter zu liegen.

Während der zuletzt beschriebenen Vorgänge hat das Ei seine Form verändert. An seinem vegetativen Pole hat sich eine Schicht von dotterfreiem Protoplasma angesammelt (Taf. XI Fig. 4). Dieselbe erhebt sich alsbald zu einem lappenförmigen Vorsprung *c*, der bis zur beginnenden Theilung etwas an Grösse zunimmt. Es erinnert dies an die Formveränderungen, welche bereits vom Mytilusei beobachtet wurden.

Von den mitgetheilten Befunden verdienen wohl diejenigen am meisten Beachtung, welche über die Entstehung der Richtungsspindel handeln. Indem sie uns zeigen, dass dieses Gebilde im Keimbläschen selbst seinen Ursprung nimmt, ist der Nachweis geführt, dass zwischen den einzelnen Kerngenerationen ein ununterbrochener Zusammenhang herrscht.

Zur Zeit wo ich mit den vorliegenden Untersuchungen beschäftigt war, hat Fol eine Schrift: sur le développement des Hétéropodes[1] veröffentlicht und in derselben auch Beobachtungen über die Bildung der Richtungskörper und des Furchungskerns mitgetheilt.

Fol beschreibt, dass bei Firoloides der Kern schon bei den im Uterus befindlichen Eiern schwindet, aber noch vor der Ausstossung der Richtungskörper vorübergehend wieder erscheint. Es geschieht dies in der Weise, dass der Inhalt des Eies sich in zwei Sphären sondert, in eine äussere dotterhaltige und in eine innere protoplasmatische. Dadurch dass sich die letztere ihrer Hauptmasse nach mit einer Membran umgibt, entsteht wieder ein centraler Kern. An diesem beschreibt Fol ähnliche Veränderungen, wie ich sie vom Keimbläschen von Pterotrachea geschildert habe: Bildung von zwei Strahlensystemen und von Bütschli'schen Fasern und darauf erfolgende Auflösung des alten Kerns. Aus der so freigewordenen Doppelstrahlung lässt er durch Theilung den ersten Richtungskörper

[1] Fol. Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. de Zool. exp. et gén. Vol. V.

entstehen: die im Ei verbliebene einfache Strahlung lässt er dann weiterhin sich wieder zu einer Doppelstrahlung ergänzen und aus ihr den zweiten Richtungskörper in derselben Weise wie den ersten hervorgehen. Hierauf hat er gleichfalls die Bildung zweier getrennter Kernvacuolen und ihre Verschmelzung beobachtet.

Durch seine Untersuchungen kommt Fol zu dem Ergebniss, dass der Kern des Eies vor der ersten Theilung zweimal mit dem umgebenden Protoplasma verschmilzt und zweimal sich wieder individualisirt. Er erklärt es für einen vollständigen Irrthum zu glauben, dass der Kern persistirt und durch Theilung in die Kerne der Furchungskugeln übergeht.

Wie aus dem gegebenen Referate ersichtlich ist, liegen zwischen Fol's und meinen Beobachtungen und Deutungen bei vielfältiger Uebereinstimmung auch tiefgreifende Differenzpuncte vor. Eine weitere Besprechung glaube ich indessen noch unterlassen zu müssen, da Fol auf eine ausführlichere Arbeit verwiesen und daher Vieles in der besprochenen Schrift nur angedeutet hat.

Jena, den 12. Juni 1877.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel IX.

Alle Figuren mit Ausnahme von 12 und 15 bei Imm. II. Oc. 1 gezeichnet.

Fig. 1—3. Eitheile von Nausithoë. Verschiedene Entwicklungsstadien der Richtungskörper. Nach dem lebenden Object gezeichnet.

Fig. 4. Richtungskörper von Nausithoë mit Osmiumsäure, BEALE'schem Carmin und Salzsäureglycerin behandelt.

Fig. 5. Richtungskörper von Physophora hydrostatica nach Behandlung mit Essigsäure.

Fig. 6. Eihälfte von Mitrocoma Annae mit copulirendem Ei- und Spermakern (*e* u. *s*). Nach dem lebenden Object gezeichnet.

Fig. 7. Eihälfte von Mitrocoma Annae mit Kernspindel. Essigsäurepräparat.

Fig. 8. Ei von Gegenbauria cordata mit Eikern (*e*), zwei Richtungskörpern (*r*) und einem dritten Kügelchen (*x*) von unbekannter Bedeutung. Osmiums.-Carminpräparat.

Fig. 9. Ei von Mitrocoma Annae bei Beginn der Theilung. Die Tochterkerne werden am lebenden Object wieder sichtbar.

Fig. 10. Theil eines Eies von Physophora hydrost. mit Eikern (*e*) und zwei Richtungskörpern (*r*). Das Ei wird fast unmittelbar von der Glockenwandung (*g*) umhüllt. Nach dem lebenden Object gez.

Fig. 11. Theil eines Eies von Mitrocoma Annae, welches längere Zeit unbefruchtet im Meerwasser gelegen hat. Auf der Oberfläche ist eine Grube entstanden, in welche der vergrösserte Eikern (*e*) zur Hälfte hineinragt. Nach dem lebenden Object gez.

Fig. 12. Theil eines Eies von Hippopodius bei schwächerer Vergrösserung gezeichnet. Man sieht den Eikern (*e*) und zwei Richtungskörper (*r*).

Fig. 13. Keimfleck aus dem an die Oberfläche gerückten Keimbläschen von Physophora hydrostatica. Besteht aus Nuclein (*n*) und Paranuclein (*p*).

Fig. 14 *a—d*. Keimflecke aus Keimbläschen von Helix pomatia. Sie bestehen aus zwei auch äusserlich getrennten Substanzen, aus Nuclein (*n*) und Paranuclein (*p*).

Fig. 15. Gallertklumpen mit zwei Eiern von Nausithoë albida und mit zahlreichen Nesselzellen (*z*). Schwache Vergrösserung.

Fig. 16 *a—c*. Keimflecke aus dem Keimbläschen von Unio pictorum.

*a*. nach Behandlung mit 5% Essigsäure. Das Nuclein (*n*) ist stark gequollen.

*b*. in Jodserum. Dem Nuclein (*n*) sitzt ein halbkugliger Körper aus Paranuclein (*p*) auf.

*c*. der durch 5% Essigsäure gequollene Keimfleck (*a*) ist durch Zusatz von Kali aceticum wieder geschrumpft.

## Tafel X.

Alle Figuren bei Zeiss Imm. II. Oc. 1 gezeichnet. In Fig. 11 ist der Eiumfang bedeutend verkleinert.

Fig. 1. Eierstocksei von Tellina mit centralem Keimbläschen. Der Keimfleck setzt sich aus zwei Theilen (*n* u. *p*), Nuclein und Paranuclein, zusammen. Osmium-Carminpräparat.

Fig. 2. Ei von Mytilus unmittelbar nach der Ablage mit zwei Kerntheilen, einem spindelförmigen (*a*) und einem Kernkügelchen (*b*). Essigsäurepräparat.

Fig. 3. Ei von Mytilus nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Osmium-Carminpräparat mit Salzsäureglycerin behandelt. Man sieht die Kerntheile der Richtungskörper, die Kernsubstanztheile (*e*), welche den Eikern bilden und den Spermakern (*s*).

Fig. 4. Ei von Mytilus mit Ei und Spermakern. Essigsäurepräparat.

Fig. 5. Ei von Mytilus bei Beginn der Zweitheilung mit dem Vorsprung (*v*) am vegetativen Pol. Nach dem lebenden Object gez.

Fig. 6. Zweigetheiltes Ei von Mytilus.

Fig. 7. Ei von Mytilus. Beginnende Bildung des ersten Richtungskörpers. Essigsäurepräparat.

Fig. 8. Ei von Mytilus mit einem Richtungskörper. Osmium-Carminpräparat mit Salzsäureglycerin behandelt.

Fig. 9. Ei von Mytilus mit einem Richtungskörper und der zweiten Richtungsspindel. Essigsäurepräparat.

Fig. 10. Theil eines reifen Eies von Sagitta aus dem Ovarium. In der Peripherie liegt die Richtungsspindel (*a*). Essigsäurepräparat.

Fig. 11. Befruchtetes Ei von Sagitta mit zwei Richtungskörpern (*r*) und dem Ei- und Spermakern. Nach dem lebenden Object gez.

Fig. 12. Theil eines Eies von Sagitta nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Der Eikern (*e*) wird sichtbar. Nach dem lebenden Object gez.

Fig. 13. Keimbläschen eines Sagitteneies.

Fig. 14 *a* — *c*. Uebergangsstadien bei der Bildung der Richtungsspindel von Haemopis. Man sieht neben einander einen fasrigen, spindelförmigen (*a*) und einen kleinen kugligen Kerntheil (*b*).

14 *a*. Essigsäurepräparat mit Resten der Membran des Keimbläschens.

14 *b* u. *c*. Osmium-Carminpräparat. In *b* bilden Reste des Keimbläschens noch einen Hof um die Spindel.

Fig. 15. Ei von Alciope mit der Richtungsspindel. Essigsäurepräparat.

Fig. 16 *a* — *c*. Keimflecke aus dem Keimbläschen von Sphaerechinus brevisp. Osmium-Carminpräparate. Man sieht die Zusammensetzung aus Nuclein und Paranuclein.

Fig. 17 *a* — *c*. Keimflecke aus jungen Eiern von Ascidia intestinalis. *p* Paranuclein. *n* Nuclein.

Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3.
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 9
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16

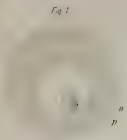


Fig. 1
n
p

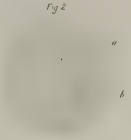


Fig. 2
a
b

Fig. 3
c

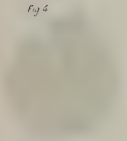


Fig. 4

Fig. 5
n

Fig. 6

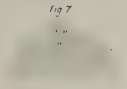


Fig. 7

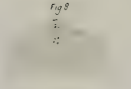


Fig. 8

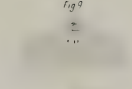


Fig. 9

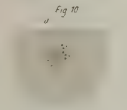


Fig. 10

Fig. 11
p

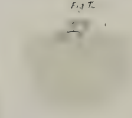


Fig. 12

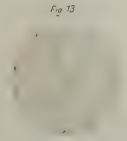


Fig. 13

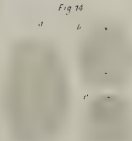


Fig. 14
a
b
c

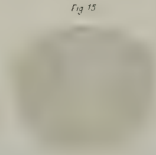


Fig. 15

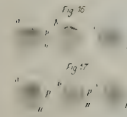


Fig. 16
a
b
p
n
Fig. 17
a
b
p
n

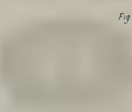


Fig. 18

Fig 1
Fig 2
Fig 3
Fig 4
Fig 5
Fig 6
Fig 7
Fig 8
Fig 9
Fig 10
Fig 11
Fig 12
Fig 13
Fig 14
Fig 15
Fig 16
Fig 17

17*a*. Osmium-Carminpräparat.
17*b*. Frischer Zustand.
17*c*. Osmium-Essigsäurepräparat.

Fig. 18. Copulirender Ei- und Spermakern vom Sagittenei. Nach dem lebenden Object gez.

## Tafel XI.

Alle Figuren sind bei Zeiss Imm. II. Oc. 1 gezeichnet.

Fig. 1. Keimbläschen aus dem frisch abgelegten Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat. Im Keimbläschen liegt ein fasriger, spindelförmiger Körper, um dessen Enden das angrenzende Protoplasma strahlig angeordnet ist.

Fig. 2. Frisch abgelegtes Ei von Phyllirhoë. Essigsäurepräparat. Befund wie in Fig. 1.

Fig. 3. Ein auf Fig. 1 folgendes Stadium vom Ei von Pterotrachea. Durch Auflösung der Membran des Keimbläschens ist die Richtungsspindel frei geworden. Essigsäurepräparat.

Fig. 4. Ei von Pterotrachea mit conjugirtem Ei- und Spermakern und einem Protoplasmahöcker *e*, am vegetativen Zellpol. Essigsäurepräparat.

Fig. 5. Ei von Tiedemannia neapolitana mit conjugirtem Ei- und Spermakern kurz vor dem Uebergang derselben in die Spindelbildung. Von den Kernen geht ein vielfach gewundener feiner Faden (*f*) aus. Nach dem lebenden Object gez.

Fig. 6. Keimbläschen aus dem frisch abgelegten Ei von Phyllirhoë. Der spindelförmige Körper (*a*) auf dem Durchschnitt gesehen. Essigsäurepräparat.

Fig. 7. Theil von einem Ei von Phyllirhoë, bald nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers. Ei- und Spermakern als zwei kleine Vacuolen sichtbar. Essigsäurepräparat.

Fig. 8. Theil von einem Ei von Pterotrachea mit peripher liegender Richtungsspindel. Essigsäurepräparat.

Fig. 9. Theil eines Eies von Tiedemannia, in welchem Ei- und Spermakern (*e* u. *s*) als kleine Vacuolen bemerkt werden. Vom Spermakern geht ein feiner Faden (*f*) aus. Nach dem lebenden Object gezeichnet.

Fig. 10—12. Drei Stadien von der Bildung der Richtungskörper im Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat.

Fig. 13. Conjugirter Ei- und Spermakern mit zahlreichen Nucleoli im Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat.

Fig. 14*a*, *b*. Uebergangsstadien des conjugirten Ei- und Spermakerns in die Kernspindel im Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat.

Fig. 15. Bildung des ersten Richtungskörpers im Ei von Tiedemannia. Nach dem lebenden Object gezeichnet.

Fig. 16. Bildung des zweiten Richtungskörpers im Ei von Tiedemannia. Nach dem lebenden Object gezeichnet.

Fig. 17*a*, *b*. Ei- und Spermakern mit zahlreichen Nucleoli aus dem Ei von Tiedemannia. Nach dem lebenden Object gezeichnet.

# Die fossilen Wirbel.

## Morphologische Studien.

Von

**C. Hasse.**

(*Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.*)

Mit Tafel XII—XIV.

## Die Cestracionten.

Die Ueberschrift dieses Capitels möchte vielleicht mit Bezug auf die Repräsentanten dieser Familie in früheren Erdperioden grössere Hoffnungen erwecken, als ich zu erfüllen im Stande bin, allein sollte man sich auch einigermassen enttäuscht abwenden, so glaube ich doch, dass die ausgiebige morphologische Untersuchung unseres jetzt lebenden Cestracion Philippi so viel des Interessanten darbietet, dass man die sparsamen Angaben über fossile Cestracionwirbel entschuldigen wird.

Das freundschaftliche Entgegenkommen meiner Herren Collegen v. Kölliker, Günther und Hubrecht hat es mir ermöglicht nicht allein den Bau, sondern auch die Entwicklungsweise der Wirbel unseres so überaus wichtigen Cestracion Philippi zu ergründen und erlaube ich mir ihnen meinen verbindlichsten Dank um so mehr abzustatten, weil mir das von ihnen zur Disposition gestellte Material wie bei anderen, so auch bei diesen Untersuchungen so recht eindringlich die Nothwendigkeit gepredigt hat, denselben nach der entwicklungsgeschichtlichen Seite hin die thunlichste Ausdehnung zu geben. Die Beobachtungen, welche ich sowohl an Cestracion, wie an einer

Anzahl anderer Familien anzustellen Gelegenheit hatte, haben mir gezeigt, dass nur die sorgfältigsten Studien auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiet zur vollen Klarheit über den verwandtschaftlichen Zusammenhang der ausgestorbenen und lebenden Formen und damit zur Aufstellung eines natürlichen Systems führen, und dass es durchaus unthunlich ist, einzig und allein auf Grund der Untersuchung erwachsener Thiere die Zugehörigkeit eines fossilen Wirbels zu dieser oder jener Familie zu behaupten. Die Untersuchungen werden freilich schon wegen der ungemeinen Schwierigkeit der Erlangung geeigneten Materiales precär und zeitraubend, allein ich glaube sie gewinnen an Sicherheit der Resultate, und das ist ein Preis, der sich wohl selbst des grössten Opfers lohnt. Ich gehe dabei immer von der Ueberzeugung aus, dass die Wirbelsäule und der eigentliche Schädel, das um die Chorda entwickelte Achsenskelet und dessen Entwicklungsgeschichte für die Stellung des Thieres sowohl, wie der Thierfamilien und Classen ausschlaggebend ist, ein Satz, der mir um deswillen richtig erscheint, weil es kaum ein Organ des Körpers gibt, welches innerhalb der einzelnen Classen und Familien so wenigen Schwankungen in der Betheiligung der wesentlichen Elemente ausgesetzt ist, wie gerade dieses und ich hoffe, dass es mir in späteren Abhandlungen vollauf gelingen wird, die folgenden entwicklungsgeschichtlichen und stammesgeschichtlichen Erläuterungen im Speciellen zu erweisen und ins Einzelnste zu erweitern. Für mich ist es eine unhaltbare Annahme, dass bei Thieren, die in dieselbe Familie und zu derselben Classe gehören, wesentliche Schwankungen in der ersten Entwicklung der Grundelemente des Achsenskeletes, speciell der Wirbelsäule vorkommen können.

So alt nun auch die Familie Cestracion ist, so sparsam sind, abgesehen von den Zähnen, die sicher deutbaren, fossilen Ueberreste derselben. Acrodus Cestracion falcifer, dessen Untersuchung mir von meinem verehrten Herrn Collegen Zittel in der liberalsten Weise gestattet wurde, bietet das einzige Beispiel eines erhaltenen Skeletes. Immerhin kann ich diesem Funde einige wenige andere anreihen, und ich will dieselben gleich an die Spitze stellen. Sie entstammen alle dem Münchener Museum und habe ich aus dem mir sonst aus verschiedenen Ländern zugeflossenen Materiale an fossilen Wirbeln keine weiteren Repräsentanten zu verzeichnen.

Oberer Jura.
(Solenhofen.)
Acrodus (Cestracion) falcifer.
(Moernsheim.)
Ein Stück Wirbelsäule mit den beiden Flossenstacheln eines Acrodus.

Mittlere Kreide.
(Jerusalem.)
Ein Wirbel.

Mir ist der Mangel fossiler Cestracionten aus jüngeren Perioden höchst auffallend gewesen, wie auch der Mangel an Zahnfunden aus späteren Perioden zu denken gibt, und es hat mir nahe gelegen zu vermuthen, dass möglicherweise nach der Kreideperiode eine allmälige Aenderung in der geographischen Verbreitung dieser Thiere stattgefunden hat. Der Bau der Wirbel erklärt nicht allein das Fehlen in jüngeren Perioden, und so erscheint es mir nicht unwahrscheinlich, dass in Zukunft unter den paläontologischen Funden aussereuropäischer und namentlich tropischer und subtropischer Länder zahlreich Cestracionten auftauchen werden. Möglich auch, dass in den mir bisher nicht zugänglich gewesenen Sammlungen Englands, Frankreichs, Russlands und der Länder des Mittelmeeres Cestracionwirbel nicht selten gefunden werden. Unter den deutschen, holländischen, belgischen, österreichischen und schweizerischen Fossilien gehören sie, wie ich mich überzeugt, und wie aus der Liste hervorgeht, zu den grössten Seltenheiten oder fehlen durchaus.

Die Wirbel von

Cestracion Philippi,

zu deren Beschreibung ich mich zunächst wende, bieten in ihrem makroskopischen Verhalten einige Verschiedenheiten, die auch anderen Haien zukommen mögen, die mir aber bei diesem Thiere ganz besonders aufgefallen sind.

Meinem Collegen v. Kölliker verdanke ich nämlich ein Stück des äussersten Schwanzendes und zeigten sich die Wirbel desselben (Taf. XII Fig. 1 gegenüber denen anderer Stellen des Körpers (Taf. XII Fig. 2, so vollständig verschieden, dass ich, wenn nicht der Name des Gebers die Sicherheit der Diagnose verbürgte, und dieselbe sich nicht auch durch die Untersuchung des Integumentes über allen Zweifel erhaben hin-

stellte, zum Glauben hätte gebracht werden können, es handle sich um ein ganz anderes Thier. Die Wirbel (Taf. XII Fig. 1) waren doppelt so lang als sie es am Rumpfe und an der Schwanzwurzel (Taf. XII Fig. 2) zu sein pflegen. Immerhin sind auch dort Längendifferenzen bemerkbar. Einmal will es mir scheinen, als wenn bei demselben Individuum gegen das Schwanzende hin überhaupt die Länge der Wirbel zunimmt, wie aus dem Stück einer Cestracionwirbelsäule, welches ich der Güte meines Collegen Hubrecht in Leiden verdanke, hervorging und dann glaube ich, dass die Höhe der Wirbel auf Kosten der Länge mit dem Alter wächst, wie ich aus den Beobachtungen, die ich an älteren Cestracionwirbeln, welche Dr. Günther mir zu senden die Güte hatte, anstellte, abnahm. Es stimmt das auch mit dem Bau des Wirbels überein, der an den Seitenflächen früher und ausgiebiger verkalkt (Taf. XII Fig. 8) und dort somit eher seine Wachsthumsgrenze erreicht, als das oben und unten, im Bereiche des Spinal- und Hämalcanales der Fall ist. Das gilt zum Mindesten für die Wirbel aus der Basis des Schwanzes.

Die hinteren Schwanzwirbel ähneln, und das scheint mir nicht ganz uninteressant und unwichtig, in ihrer Gestalt (Taf. XII Fig. 1) am meisten denen von Mustelus. Sie sind lang und entsprechend den Ansätzen der Neur- und Hämapophysen in der Mitte stundenglasförmig eingezogen, mit leicht aufgeworfenen vorderen und hinteren Rändern, während sie dagegen an der Basis des Schwanzes (Taf. XII Fig. 2) bei älteren Exemplaren immer mehr an Höhe zunehmen und bei der Betrachtung von der Seite fast ein quadratisches Aussehen annehmen. Einer Zeichnung nach zu urtheilen, die mein verehrter College Hubrecht auf meine Bitte den ausgewachsenen Exemplaren des leidener Museum entnahm, erscheint der Höhendurchmesser der Schwanzwirbel so bedeutend, dass dieselben seitlich betrachtet die Form eines stehenden Rechtecks darbieten. An den vorderen Schwanzwirbeln der von mir untersuchten Thiere fehlen die aufgeworfenen, vorderen und hinteren Ränder vollständig und statt der mittleren Einziehung findet sich sogar eine leichte Vorwölbung (Taf. XII Fig. 2), während nach einer Mittheilung Hubrecht's, die ich vor kurzem durch eigene Anschauung zu bestätigen Gelegenheit hatte, erstere wieder den erwachsenen Exemplaren zukommen. Auch die letztere fehlt nicht. Der Grund der Verschiedenheit liegt aber darin, dass es sich bei den Skeleten in Leiden um trocken aufbewahrte Exemplare handelt, bei denen alle knorpligen Partien einsinken. Die bei jüngeren Thieren noch deutlich nachweisbare Grenze der oberen und unteren Bogenbasen

schwindet bei älteren immer mehr (Taf. XII Fig. 2). Die Wirbel schliessen ziemlich dicht auf einander (Taf. XII Fig. 1, 2), so dass das Intervertebralgewebe, namentlich an den Rändern, verhältnissmässig wenig entwickelt erscheint. Die Körper der von mir untersuchten, basalen Schwanzwirbel zeigten, wie früher bereits angedeutet, auf den Seitenflächen Kalkablagerungen, die jedoch selbst bei älteren Exemplaren (Taf. XII Fig. 2) durchaus nicht so dick waren, dass nicht die centralen Theile des Wirbelkörpers undeutlich durchschimmerten. Bei vollständig Erwachsenen scheint allerdings die Oberflächenverkalkung so beträchtlich zu sein, dass von einem Durchschimmern tiefer gelegener Theile nicht mehr die Rede ist. Die hinteren Schwanzwirbel bieten bei der Betrachtung von der Seite durchaus nichts Bemerkenswerthes dar.

Das Bild der aus der Tiefe hervorschimmernden Theile (Taf. XII Fig. 2) ist ein so characteristisches und bietet so viele Aehnlichkeit mit dem, was ich in folgenden Abschnitten von Cheiloscyllium, Crossorhinus und Ginglymostoma schildern werde und erscheint ferner mit Bezug auf die Beurtheilung fossiler Wirbel so bemerkenswerth, dass ich nicht versäumen möchte dasselbe gleich anfangs zu schildern. Es machen sich zwei weisse, in der Mitte schmälere und an den Enden vorn und hinten verbreiterte Leisten geltend, welche in gleicher Entfernung von den Basen der oberen und unteren Wirbelbogen, der Mitte des Wirbelkörpers entsprechend ein dunkleres, ovales Feld zwischen sich fassen, während sie oben und unten ein halbmondförmiges Feld begrenzen (Taf. XII Fig. 2*a*), dessen Grenze an den Bogenbasen, namentlich an jüngeren Wirbeln durch eine undeutlicher durchschimmernde, also tiefer gelegene weisse Kante gebildet wird.

Die allgemeine Form der Wirbelkörper tritt besonders bei der Betrachtung der Wirbelhöhlung (Taf. XII Fig. 3) deutlich zu Tage. Am hintersten Schwanzende vollkommen rund, erscheinen sie an der Schwanzbasis, namentlich älterer Thiere, oval, mit grösserem Breiten- und geringerem Höhendurchmesser. Die Chorda ragt stets aus der Mitte der Wirbelhöhlung zapfenartig vor (Taf. XII Fig. 3 *b*), ein Beweis für die grössere Derbheit und Resistenz des Gewebes derselben an dieser Stelle. Im Uebrigen zeigen sich mehr oder minder deutlich concentrische Ringe. Die Peripherie der Höhlung bietet wie bei Squatina ein schmales, abgeplattetes Feld für den Ansatz der zwischen den Wirbeln gegen die Mitte vorspringenden Intervertebralgewebe (Taf. XII Fig. 3*a*).

Die oberen und unteren Bogen erheben sich continuirlich aus dem

Wirbelkörper und nur dann, wenn, wie bei jüngeren Exemplaren, die tiefer gelegenen Theile des Wirbels durchschimmern, lassen sich die Grenzen der Basen derselben und des Wirbelkörpers erkennen. Die Verkalkung an der Oberfläche der Basen (Taf. XII Fig. 8 *c*) hält gleichen Schritt mit der der Wirbelkörperfläche. An den hinteren Schwanzwirbeln erscheinen die Neurapophysen (Taf. XII Fig. 1 *c*) trapezförmig, mit über die ganze Länge des Wirbelkörpers sich ausdehnender Basis. Zwischen ihnen befinden sich mit der Spitze abwärts gekehrte, dreieckige Schaltstücke. Ueber beiden erheben sich die übergebogenen Stützknorpel der Schwanzflosse (Taf. XII Fig. 1 *a*). Der untere Nervencanal durchbricht excentrisch die Neurapophyse, während das Schaltstück mehr central von dem oberen durchbrochen wird. An den vorderen Schwanzwirbeln erscheinen die Neurapophysen (Taf. XII Fig. 2*d*) schmäler und oberhalb der breit aufsitzenden Basis stark eingeschnürt und an den Enden kolbenförmig abgerundet. Die zwischengeschobenen Schaltstücke sind je nach der Breite der oberen Bogen schmälere oder breitere, mit der Spitze abwärts gekehrte Ellipsen (Taf. XII Fig. 2 *e*). Die Nervencanäle durchsetzen hier meistens die verbindenden Bindegewebsmassen.

Die unteren Bogen der hinteren Schwanzwirbel (Taf. XII Fig. 1 *d*) sind durch breitere, mit Bindegewebsmassen erfüllte Zwischenräume getrennt. Es sind vierseitige, in der Mittellinie zusammenschliessende und etwas nach hinten gerichtete Platten, die sich wie die oberen mit ihren Basen über die ganze Länge der Unterfläche des Wirbelkörpers erstrecken. Dasselbe ist auch mit denen der vorderen Schwanzwirbel (Taf. XII Fig. 2) der Fall, jedoch sind dieselben wahrscheinlich mittelst spinae haemales in der ventralen Mittellinie geschlossen. Es sind dreieckige an der Basis und Spitze eingeschnürte, einwärts gekrümmte, niedrige Platten, zwischen deren Basen, den Intervertebralräumen entsprechend, kleine, elliptische Schaltstückchen (Taf. XII Fig. 2 *f*) eingelagert sind, welche ihre Spitze nach oben kehren.

Was den inneren Bau der Wirbel anbetrifft, so hat bereits Köl-liker[1] in seiner bekannten Abhandlung das Wesentliche, mit blossem Auge Sichtbare richtig hervorgehoben. Leider fehlen entsprechende Abbildungen. Auf einem Frontalschnitt durch die Mitte des Wirbels (Taf. XII Fig. 4) zeigt sich eine achtstrahlige Sternfigur, deren Achse durch den centralen Doppelkegel gebildet wird, welcher wie bei

[1] Abhandlungen der Senkenberg'schen naturforschenden Gesellschaft. Bd. V. 1864—65.

den anderen Haifamilien und wie die Strahlen des Sternes aus verkalktem Knorpel besteht. Bei den von mir untersuchten, vorderen Schwanzwirbeln erreichte kein Kalkstrahl die Oberfläche des Wirbelkörpers und an den hinteren Schwanzwirbeln waren dieselben mit blossem Auge gesehen überhaupt nicht ausgebildet, so dass also diese Wirbel, und das bedingt ihren ungemeinen morphologischen Werth, auf einer niederen Entwicklungsstufe standen. Auch bei den von Hubrecht auf meine Veranlassung bereitwilligst untersuchten Wirbeln erwachsener Thiere erreichten die Strahlen die Oberfläche nicht. Dabei wurde gleichzeitig von ihm bemerkt, dass von den angegebenen acht Strahlen nur sechs vorhanden waren, von denen dann einer regelmässig abgebrochen schien. Weitere Untersuchungen seinerseits haben aber die Regelmässigkeit der acht Strahlen für die Rumpfwirbel Erwachsener bestätigt, dagegen erscheint ihm brieflicher Mittheilung zufolge an den Schwanzwirbeln diese Regel zweifelhaft. Da ich nun durch seine Güte selbst in den Stand gesetzt bin den Sachverhalt zu prüfen, so hat mir eine nähere Untersuchung ergeben, dass wenn auch zwei ventrale Strahlen kurz am Doppelkegel abgebrochen erscheinen, Spuren derselben sich dennoch an den trockenen leidener Exemplaren finden, so dass die acht Strahlen für alle Körperregionen typisch sind. Die Anordnung der Strahlen, sowie ihre verschiedene Stärke ist eine ganz bemerkenswerthe. Sie sind nicht in regelmässigen Abständen um den centralen Doppelkegel angeordnet (Taf. XII Fig. 4), sondern erscheinen in eine obere und untere Gruppe getheilt. Die seitlichen Strahlen sind weiter von einander, als von den oberen resp. unteren entfernt (Taf. XII Fig. 4, 8), ferner sind erstere nicht unerheblich stärker, als letztere und darauf beruht das Brechen namentlich der beiden ventralen Strahlen beim Durchschneiden trockener Wirbel. Die seitlichen Strahlen erscheinen besonders bei älteren Individuen (Taf. XII Fig. 4*a*) an dem keulenförmig verdickten Ende durch eine seichte Einbiegung gablig getheilt. Ferner sind sie immer so angeordnet, dass sie den Rändern der Basen der oberen und unteren Bogen entsprechen, diese also gleichsam zwischen sich fassen.

Den feineren Bau der Wirbel habe ich in der gewöhnlichen Weise mittelst Quer- und Längsschnitten untersucht. Kölliker[1] hebt hervor, dass dieselben im Wesentlichen dem Typus derer von Heptanchus folgen. »Der Wirbelkörper besteht nach ihm aus einem

[1] l. c.

hohlen Doppelkegel, der innen Faserknochen, aussen Knorpelknochen zeigt und an seiner äusseren Seite acht niedrige Kanten trägt. An der Querseite des Doppelkegels liegt im Centrum des Wirbels echter hyaliner Knorpel, der die eigentliche Chorda bis auf eine unkenntliche Spur verdrängt und ebenso wird die Aussenseite des knöchernen Wirbels von hyalinem Knorpel umgeben, der sich dann unmittelbar in den der Bogen fortzusetzen scheint. Die sehr deutlichen Reste der elastica externa der Chordascheide zeigen jedoch bestimmt an, dass das Meiste dieses Knorpels der ursprünglichen Chorda angehört. Von diesen Resten der elastica externa bemerkt er, dass dieselben wie bei allen anderen Selachiern, wo sie noch kenntlich sind, nicht einfach in einer Kreislinie angeordnet sich zeigen, vielmehr eher eine Art rautenförmiger Figur begrenzen, indem sie oben und unten, rechts und links wie flügel- oder warzenförmig vortreten, in welchen Gegenden die innen an dieselben angrenzenden Theile der Chordascheide auch häufig ganz homogen erscheinen. Die Bogen vereinen sich auf das Genaueste mit dem chordalen Wirbelkörper, lassen denselben jedoch seitlich, da wo die elastica vorspringt, unbedeckt. Eine leichte Knorpelverkalkung, die seitlich an jedem Wirbelkörper ihre Lage hat, liegt zum Theil oberflächlich in dem von den Bogen abstammenden Knorpel, zum Theil innen in dem vortretenden Theile der elastica externa und gehört somit dem chordalen Wirbelkörper an, doch ist die letztere Verkalkung schwach und ziemlich im Niveau mit der den Bogentheilen angehörenden.«

Dieser Schilderung Kölliker's kann ich mich, soweit es sich nicht um die feineren Einzelheiten handelt, im grossen Ganzen anschliessen. Die Rückensaite ist im Centrum des Wirbels allerdings ganz ausserordentlich eingeschnürt (Taf. XII Fig. 4) jedoch immer noch deutlich nachweisbar. Damit mag wohl eine Texturänderung zusammenhängen, die namentlich bei der Untersuchung der hinteren Schwanzwirbel deutlich zu Tage tritt, dagegen bei den vorderen Wirbeln weniger in die Augen springt. Die Chordazellen sind im Centrum zu dicht gedrängten Faserzellen ausgewachsen, die sich als ein Strang, wenn auch etwas aufgelockert, durch die Mitte des Intervertebralraumes hindurchziehen (Taf. XII Fig. 5 *a*). Erst allmälig verliert sich derselbe peripher in das grosse Zellgewebe, welches schon so oft beschrieben worden ist. Es ist auf diese Weise erklärlich, dass sich die Chorda am längsten im Centrum des Wirbelkörpers erhält und dort als ein kleiner Zapfen (Taf. XII Fig. 3 *b*) selbst dann hervorragt, wenn in der Höhlung des Wirbels keine Spur des Chordagewebes mehr

zu erkennen ist. Das Bild der sternförmigen Einschnürung der Chorda (Taf. XII Fig. 7) im Centrum des Wirbels habe auch ich gefunden, allein es ist daran, wie wir alsbald sehen werden, die Rückensaite weniger, als die centrale Schicht des Wirbelkörpers betheiligt.

Die elastica interna ist nur in der Wirbelhöhlung, nicht dagegen im Centrum vorhanden und scheint hier schon zu einer sehr frühen Periode zu verschwinden, da ich selbst an den wenig entwickelten, hinteren Schwanzwirbeln keine Spur derselben mehr nachweisen konnte. Das bei den übrigen Haien so deutlich sich zeigende Chordaepithel vermochte ich nicht zu entdecken. Entweder fehlt dasselbe, was ich nicht glaube, oder es fällt ausserordentlich leicht ab. Wo die elastica vorhanden ist, stellt sie eine ziemlich starke Basalmembran dar (Taf. XII Fig. 5), die stärker erscheint als bei Squatina und an einzelnen Stellen sogar eine Schichtung erkennen lässt. Es will mir scheinen, als sei sie am Rande der Wirbelhöhlung, im Bereiche der Zwischenwirbelgewebe stärker, als in der Tiefe. Die elastica verliert sich, wie Quer- und Längsschnitte zeigen, im Wirbelcentrum ganz allmälig in der gleich zu beschreibenden, die Chorda einschnürenden Faserknorpelmasse. Sie ist durch die Wucherung der Wirbelkörperelemente an dieser Stelle durchbrochen und durch die Verbindung derselben mit den Faserelementen der Chorda umwachsen.

Die der elastica interna folgende Lage ist wie bei Squatina und anderen Haien eine Knorpelschicht (Taf. XII Fig. 5 *b*), die den centralen Doppelkegel innen bedeckt. Die Structur derselben ist mir um deswillen interessant gewesen, als dadurch wieder einmal der Beweis geliefert werden kann, dass Cestracion einer derjenigen Haie ist, welche der Stammform näher stehen, als die meisten der übrigen jetzt lebenden. Das ist ja auch seit Langem auf Grund der Untersuchungen an anderen Körpertheilen und Organen und der paläontologischen Funde an Zähnen mit Recht behauptet. Es zeigt sich dabei, dass die Wirbelsäule der Haie von Wirbelsäulen abzuleiten ist, die wie bei den Notidaniden echten Hyalinknorpel entweder gar nicht, oder nur höchst sparsam besassen, dagegen als wesentlichen Bestandtheil Bindegewebsknorpel resp. Bindegewebe, also die histologisch niederen Gewebsformen zeigten.

Die Hauptmasse der Schicht ist Faserknorpel und nur im Centrum des Wirbels befindet sich eine Anhäufung hyalinen Knorpels (Taf. XII Fig. 5 *b*), der an der Peripherie allmälig in Bindegewebsknorpel

übergeht. Der Uebergang dieser centralen Schicht in die auf niederer Entwicklungstufe stehen gebliebenen faserigen Bindegewebsmassen des Intervertebralraumes ist auch ein ganz allmäliger. Die Fasern des Zwischenwirbelgewebes, deren zahlreiche, dicht gedrängte Zellen bedeutend mehr Protoplasma als die gewöhnlichen Bindegewebszellen besitzen und daher grösser und rundlicher erscheinen, strahlen von der Oberfläche gegen das Centrum hin radienartig (Taf. XII Fig. 5 *c*) in die centrale Schicht des Wirbelkörpers ein und verlieren sich in demselben Maasse, als die Zellen, die ihre rundliche Form verlieren und spindelförmig mit langen, das Licht stark brechenden Ausläufern werden, hyaline Zwischensubstanz um sich herum absondern und das Gewebe zu einem hyalinen Knorpel mit Spindelzellen umwandeln, dem dann im Centrum der gewöhnliche Hyalinknorpel mit mehr runden Knorpelzellen folgt. Dennoch sehe ich auch hier (Taf. XII Fig. 9 *b*, Taf. XIII Fig. 10 *c*) immer noch zwischen den gewöhnlichen Knorpelzellen, wenn auch sparsam, spindelförmige, mit längeren, stark lichtbrechenden und in die hyaline Intercellularsubstanz hineinragenden Fortsätzen versehene Zellen gelagert.

Aus allen dem schliesse ich, da das Zwischenwirbelgewebe bei der Differenzirung der Wirbelsäule zu einzelnen Wirbeln jedenfalls dem primären Gewebe histiogenetisch am nächsten steht und somit morphologisch auf einer niederen Stufe stehen bleibt, dass der Hyalinknorpel sich secundär gebildet hat und dass der Faserknorpel nicht durch nachträgliche Zerklüftung der hyalinen Intercellularsubstanz entstanden ist. Die Ausstrahlung des Zwischenwirbelgewebes gegen das Wirbelcentrum findet namentlich innen, längs der elastica interna statt, so dass also der Hyalinknorpel vorzugsweise an den centralen Doppelkegel angesetzt ist, in desto grösserer Ausdehnung, je mehr man sich der Mitte des Wirbels nähert. Darin liegt für mich die Erklärung für die eigenthümliche Umwandlung, die die hyaline Knorpelmasse im Wirbelcentrum durchmacht. Dadurch, dass sich unmittelbar an der elastica der Rückensaite die bindegewebige Grundlage des Wirbels länger erhält, als an der Peripherie gegen den centralen Doppelkegel hin, wo sie ja dem Hyalinknorpel Platz macht, in den jedoch ihre Elemente immer noch reichlich hineindringen, ist das Hineindringen der Ernährungsflüssigkeit mittelst der im Bindegewebe vorhandenen offenen Saftbahnen in die der elastica interna näheren Elemente des hyalinen Knorpels leichter möglich, als zu den dem Doppelkegel näher gelegenen, welche nach meiner Ueberzeugung wie der echte Hyalinknorpel über-

haupt nur auf dem Wege einer die Knorpelkapseln verbindenden, imbibitionsfähigen Kittsubstanz ernährt werden. Somit kann es nicht überraschen, wenn wir sehen, dass die Zellen des Hyalinknorpels, die meistens einzeln liegen, sich in der Nähe der elastica durch einen lebhaften Theilungsprocess vermehren. Dadurch werden Hand in Hand mit einer Erweichung der Zwischensubstanz, wie bei der Ossification, die Knorpelhöhlen eröffnet, die Intercellularsubstanz wird theilweise aufgelöst, die elastica durchbrochen und so gewinnt der Hyalinknorpel das ausgefranste Ansehen Taf. XII Fig. 9 *a*), welches die Sternfigur bedingt. Die freigewordenen Zellen sind selbstverständlich an den Enden der Fransen am zahlreichsten (Taf. XII Fig. 9, Taf. XIII Fig. 10). Sie sind klein, spindelförmig und mittelst Fortsätze mit den centralen Fasern der Chorda verbunden. Vielleicht betheiligt sich auch das Chordaepithel durch Theilung an dieser Vermehrung.

Eine eigenthümliche Thatsache ist ferner die, dass die Fortsätze der Zellen des bindegewebigen Antheils der Schicht desto länger und stärker lichtbrechend werden, je mehr Hyalinknorpel zwischen ihnen auftritt und dass sie ganz den optischen Character elastischer Fasern annehmen. Ich werde versuchen bei der späteren Schilderung eine Erklärung dieser Erscheinung zu geben, die mir gerade nicht als eine unberechtigte erscheint. Mag dieselbe sich nun in Zukunft als richtig erweisen oder nicht, so glaube ich doch, dass, will man sich ein klares Bild von der Ernährungsweise des Knorpels machen, man mehr als bisher den Knorpel der Plagiostomen ins Auge fassen und den Weg der vergleichenden Histologie und Entwicklungsgeschichte einschlagen muss.

Ich wende mich jetzt zur Schilderung des centralen Doppelkegels, welcher auf dem Längsschnitt (Taf. XII Fig. 5 *e*) flacher und somit mit weiterer, centraler Höhlung als bei Squatina erscheint, sonst aber im grossen Ganzen eine Gestalt wie bei diesen Thieren zeigt. An der Stelle, wo die stark entwickelte, centrale Knorpelschicht die Chorda einschnürt, erscheint namentlich an den vorderen Schwanzwirbeln eine leichte Abflachung, die ähnlich wie bei Squatina, nur nicht so stark ausgeprägt und wenig eingezogen erscheint, so dass die Ränder nur schwach vorspringen. Gegen den Wirbelrand hin erscheint der Doppelkegel auf dem Längsschnitt (Taf. XII Fig. 5) ebenfalls keulenförmig verdickt, mit einer dem Intervertebralraum zugekehrten Abflachung, die das bereits beschriebene Feld am Rande der

Wirbelhöhlung bildet. Wie KÖLLIKER[1] bereits hervorgehoben besteht derselbe aus zwei Lagen und zwar einer inneren, verkalkten Spindelknorpellage (Taf. XII Fig. 9 *c*, die aussen einer verkalkten Schicht gewöhnlichen hyalinen Knorpels Taf. XII Fig 9 *d* Platz macht. Eine weitläufige Beschreibung möchte nicht nöthig sein, weil ähnliche Gewebsformen bereits ausführlich in dem Capitel über Squatina beschrieben wurden. Die verkalkte Intercellularsubstanz der inneren Lage, welche gegen die Wirbelränder hin am stärksten erscheint, bildet abgeplattete, spindelförmige Maschen, in denen die ebenfalls abgeplatteten Knorpelzellen liegen. Sie finden sich in concentrischen Lagen um das Wirbelcentrum geordnet. Bemerken möchte ich hierbei gleichzeitig, dass diese Schicht nach der Entkalkung mittelst Picrinsäure und darauf folgender Färbung mit Carminammoniak Färbungsunterschiede zeigt, die vielleicht auf ein differentes Imbibitionsvermögen während des Lebens zurückzuführen sein möchten. Die centralen Lagen der verkalkten Intercellularsubstanz färbten sich stets schön roth, während die peripheren kaum einen röthlichen Schimmer zeigten. Die zweite, oberflächliche Schicht des centralen Doppelkegels, die ebenfalls nach der Entkalkung leicht von der Carminflüssigkeit durchtränkt wird und dem entsprechend auf der Zeichnung Taf. XII Fig. 4 *d* dunkler erscheint, zeigt in der verkalkten Grundsubstanz rundliche oder polygonale Knorpelhöhlen, in denen die Knorpelzellen, welche die gewöhnliche Gestalt besitzen, selten einzeln, dagegen meistens in Gruppen zusammen liegen.

Als letzte Schicht des eigentlichen oder chordalen Wirbelkörpers, der durch die Masse der elastica externa von der mit den Wirbelfortsätzen zusammenhängenden, skeletogenen Schicht getrennt ist, folgt Knorpel, in dessen Innerem, im Anschluss an den centralen Doppelkegel die Kalkstrahlen sich differenziren, welche den Wirbeln von Cestracion auf dem Querschnitt ein so bezeichnendes Aussehen verleihen. Sie ist dadurch ausgezeichnet, dass die Knorpelzellen, wie an den Gelenkenden der Röhrenknochen, säulenartig aufgereiht sind (Taf. XII Fig. 9 *h*) und zwar sind diese Reihen radienartig gegen den centralen Doppelkegel hin gerichtet. Eine Faserung, wie ich sie alsbald aus der skeletogenen Schicht beschreiben werde, ist im Inneren dieser Lage nicht vorhanden, höchstens dringt sie an der Peripherie sparsam von der elastica externa her ein.

[1] l. c.

Von hervorragender Bedeutung in morphologischer sowohl, wie stammesgeschichtlicher Beziehung erscheinen die acht Kalkstrahlen, die sich, wie bereits erwähnt, in dieser Schicht entwickeln und werde ich in dem Abschnitt über die Scyllien, Lamnae etc. noch oft Gelegenheit haben darauf zurück zu kommen. Dieselben sind stets im Zusammenhange mit dem centralen Doppelkegel und haben im Gegensatze zu ähnlichen Bildungen bei anderen Familien, namentlich Scyllium, nichts mit der Peripherie des Wirbelkörpers, sei es des chordalen Wirbelcentrums, sei es der skeletogenen Schicht, zu thun. Eine andere Frage ist dann freilich, sind diese Strahlen einfach als Auswüchse des centralen Doppelkegels in die hyaline Knorpelschicht hinein anzusehen oder erscheinen sie diesem gegenüber in einer gewissen Selbständigkeit und sind dieselben nur in directem Anschluss an die Peripherie, demselben apponirt, entstanden. Ich gestehe, dass ich mich am meisten der letzten Alternative zuneige. Dafür spricht vor allem der Umstand, den ich den in der Entwicklung gerade dieser Theile noch wenig vorgeschrittenen hintersten Schwanzwirbeln entnehme, dass sich hier sowohl, wie an den vorderen, weiter entwickelten, eine über die ganze Fläche des Doppelkegels ausgebreitete dünne Verkalkungsschicht (Taf. XII Fig. 9 *e*) befindet, die einen anderen Character trägt. Die concentrische Anordnung der beiden Lagen des Doppelkegels um die Chorda ist in derselben nicht mehr nachweisbar und sie imbibirt sich nach der Entkalkung nur schwach mit Carmin. Erstere Erscheinung ist am augenfälligsten, denn selbst die periphere Lage des Doppelkegels, deren Knorpelhöhlen viel rundlicher sind, als im Centrum, zeigt die Knorpelzellen niemals über einander, sondern stets neben einander gereiht, während ersteres gerade bei dieser Schicht der Fall ist. Die Zellen sind also wie in der übrigen hyalinen Korpellage radiär (Taf. XII Fig. 9, 10) angeordnet, nur die Verkalkung der Intercellularsubstanz ist in dünner Schicht rings um den centralen Doppelkegel vor sich gegangen. Freilich müssten hier zur Erledigung der Frage ausgedehntere, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, als ich vermochte, angestellt werden. Mag aber die Entscheidung fallen, wie sie wolle, so ändert das Nichts an der stammesgeschichtlich wichtigen Thatsache des centralen Auftretens dieser Lage und der damit genetisch zusammenhängenden Strahlen. Allerdings würde, wenn die Frage in meinem Sinne, zu Gunsten der Selbständigkeit, entschieden würde, damit, wie ich glaube, und wie ich später ausführlich zu erörtern Gelegenheit haben werde, ein gewisses Licht auf den verwandtschaftlichen Zusammen-

hang, namentlich der Pristiophoridae mit den Cestracionten, geworfen werden.

Die von dieser Ringschicht ausgehenden Strahlen, deren allgemeine Formverhältnisse und Grössenunterschiede ich bereits beschrieben habe, zeigen als Ausdruck ihres Wachsthums eine deutliche Schichtung Taf. XII Fig. 8, 9. Das zeigt sich ganz besonders schön nach der Entkalkung an mit Carmin inbibirten Präparaten. Schmale, dunkelroth gefärbte Zonen wechseln mit breiteren, hellen ab. Im grossen Ganzen genommen ist die radiäre Anordnung der Zellen in der verkalkten Grundsubstanz beibehalten, allein in den dunkler gefärbten Zonen erscheinen auch neben einander gereihte Gruppen. Dadurch ist es bedingt, dass die verkalkte Grundsubstanz nicht aus radiären Strahlen mit kurzen, queren Verbindungszweigen besteht, sondern dass sich über einander gethürmte Verkalkungsterritorien geltend machen, und es somit erklärlich erscheinen lassen, dass die Strahlen des Sternes immer in der Querrichtung brechen. Da ferner innerhalb der hellen Zonen die säulenartig aufgereihten Zellen nicht einzeln liegen, sondern immer in Gruppen zu 2—4 angeordnet sind, so umschliesst die verkalkte Masse grössere oder kleinere, unregelmässig gestaltete und ausgebuchtete Höhlen Taf. XII Fig. 9. Ich mache ganz besonders auf diesen Umstand aufmerksam, weil darin ein gewisses Kriterium für die Entwicklung von Kalkstrahlen oder Zapfen von innen nach aussen, gegenüber den von aussen nach innen sich entwickelnden liegt. Ferner will ich hervorheben, dass ich stets, aber nur auf einer Seite, ausser den acht Hauptstrahlen noch zwei kleine Nebenstrahlen Taf. XII Fig. 8 c von gleichem Bau, wie die übrigen fand. Es wäre wohl wichtig über das weitere Schicksal derselben etwas zu erfahren. Spuren derselben glaube ich auch an den mir von Hubrecht gütigst gesandten, trocknen Wirbeln gefunden zu haben, allein wie weit dieselben bei erwachsenen Thieren auswachsen und in welchem Grade sie vielleicht mit den benachbarten Strahlen verschmelzen, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Mit Bezug auf die Beurtheilung fossiler Wirbel ist das ein Punct von nicht zu unterschätzender Wichtigkeit, wie überhaupt die Erforschung der Entwicklung dieser Verkalkungen noch mehr interessante Fragen zu lösen verspricht, deren Lösung ich leider wegen Mangels an ausreichendem Material nicht zu bieten vermag.

Ich habe nur das erste Auftreten dieser Strahlen an den hinteren Schwanzwirbeln zu eruiren vermocht Taf. XII Fig. 10 c und da zeigt

sich, dass sich hier ein dorsaler und ventraler breiter Strahl zuerst anlegt und zwar immer in der Mitte des Wirbels, während gegen die Ränder hin, am Doppelkegel noch keine Spur derselben zu sehen ist. Diese beiden Strahlen nehmen nahezu die ganze Breite der dorsalen und ventralen Fläche desselben ein Taf. XII Fig. 10 *e*. Zu beiden Seiten des ventralen Strahles zeigen sich zwei kleine Höckerchen, während ich an der Seite des dorsalen nur einen einzigen zu entdecken vermochte Taf. XII Fig. 7. Ventralwärts, der Lage der grösseren Blutbahnen entsprechend, tritt die Verkalkung also früher ein, als an der dorsalen Seite. Wie sich nun diese Radien im Laufe der Entwicklung weiter verhalten, ob oben und unten eine Theilung stattfindet und zwar durch Resorption der in der Mitte befindlichen Kalksalze, ob am äussersten Schwanzende die Zahl der Strahlen überhaupt eine beschränktere bleibt und wo und zu welchem Zeitpunct, wenn es nicht der Fall, die übrigen entstehen, das ist noch eine offene Frage, die namentlich mit Bezug auf weitere paläontologische und stammesgeschichtliche Fragen gelöst werden muss, eine Frage, die in meinen Augen erhebliche Wichtigkeit besitzt. Ist die Verkalkung bis zur elastica externa vorgeschritten, so macht sich auf dieselbe ein eigenthümlicher Einfluss geltend, der meiner Ansicht nach beweist, dass nach aussen geringere Wachsthumswiderstände vorhanden sind. Geht die elastica an den hinteren Schwanzwirbeln einfach ringförmig (Taf. XII Fig. 6. 7 *a* über die in den chordalen Wirbelkörper hineinschiessenden Strahlen weg, so wird dieselbe in dem Augenblicke, wo die Spitze sie erreicht, vorgebuckelt (Taf. XII Fig. 8, 9). Die keulenförmige, auf Breitenwachsthum beruhende Verdickung der Spitze wird dann darin ihren Grund haben, dass die festen oder festgewordenen Gewebstheile der elastica einen Druck auf dieselben ausüben. Jedenfalls ist die elastica so widerstandsfähig, dass eine Durchbrechnng derselben von Seiten der Strahlen selbst bei älteren Thieren nicht stattfindet. Kölliker hat ja bereits den unregelmässigen Verlauf der elastica hervorgehoben.

Was nun diese betrifft, so muss ich gestehen, dass mich ihr Verhalten nicht allein bei den Cestracionten, sondern auch bei Pristiophorus und anderen alten Formen im höchsten Grade überrascht hat und ich glaube, dass es die höchste Zeit ist in noch ausgiebigerer Weise, als es bisher durch mich geschehen konnte, die specielle Entwicklungsgeschichte derselben zu erforschen. So reichliches Material an älteren und jungen Thieren meinem bisherigen Assistenten Herrn Dr. Stöhr in Würzburg, der sich auf meine Ver-

anlassung mit der Entwicklungsgeschichte der äusseren elastischen Haut der Haie beschäftigte, und mir zur Disposition stand, so fehlten uns doch bislang zusammenhängende Entwicklungsreihen um alle einschlagenden Fragen zur definitiven Lösung zu bringen. Immerhin sind meine bisherigen über alle Haifamilien ausgedehnten Beobachtungen, die ich in der jüngsten Zeit unter der thätigen Beihülfe meines vortrefflichen Schülers und Assistenten Herrn Dr. Strasser, dem ich zu innigem Danke und herzlicher Anerkennung für den Eifer und die Sorgfalt, mit der er mich bei Anfertigung von Präparaten unterstützte, verpflichtet bin, anstellte, so weit gediehen, dass über das Allgemeine in der Entstehung der elastica kein Zweifel mehr existiren kann. Die Frage, ob alle, oder nur ein Theil der Elemente, die bei der Zusammensetzung derselben concurriren, in allen Familien in gleicher Weise zur Bildung beitragen, ist nicht endgültig gelöst worden, allein dieser Mangel kann durchaus nicht das Wesentliche in der späteren allgemeinen Schilderung des Aufbaues der Wirbelsäule bei den Fischen und die sich daran knüpfenden stammesgeschichtlichen Folgerungen erschüttern, und ich darf hoffen, dass die hoch interessanten Nebenfragen durch weitere ausgedehnte Untersuchungen des Herrn Dr. Stöhr bald zum Austrag gelangen. Da nun aber der Bau der äusseren elastischen Haut sich nicht ohne Schilderung der skeletogenen oder fortsatzbildenden Schicht verstehen lässt, so will ich diese zunächst erörtern.

Die skeletogene Lage umgreift nach meiner Ansicht, entgegen den Anschauungen Kölliker's, vollständig den chordalen Wirbelkörper (Taf. XII Fig. 6, 7, 8) wenn auch die seitlichen Massen lange nicht so entwickelt sind, wie die dorsal und ventral liegenden (Taf. XII Fig. 8). Die Differenzirung der skeletogenen Schicht findet also im Gegensatz zu Squatina schneller und früher dorsal und ventral, als seitlich statt. Allerdings ist der Irrthum Kölliker's, dass der chordale Wirbelkörper seitlich zwischen den Bogen bis an die Oberfläche vorragt, verzeihlich, da nur an den hintersten Wirbeln die elastica externa ringsherum nachweisbar ist, während sie an den vorderen nur an der Seite, wo die beiden kleinen Kalkstrahlen vorhanden sind, deutlich erscheint, auf der anderen Seite dagegen gänzlich fehlt (Taf. XII Fig. 8 *d*).

Sie besteht aus hyalinem, stellenweise verkalktem Knorpel, dessen Inneres von einem eigenthümlichen, theilweise mit der elastica (Taf. XII Fig. 8 *h*, 9 *g*) externa, theilweise mit dem Perioste des Wirbels und

des Rückenmarks sowohl wie des Blutgefässcanales (Taf. XII Fig. 9 *bc*) zusammenhängenden Faserwerke durchsetzt ist. Die Hämapophysen (Taf. XII Fig. 6 *b*) der hinteren Schwanzwirbel sind besonders unten, wo sie zur spina haemalis verschmelzen, transversal, an der Spitze mehr longitudinal von unter einander anastomosirenden Fasern durchsetzt, die sich bis an die Oberfläche ausdehnen und hier mit dem Perichondrium verschmelzen. An den Basen (Taf. XII Fig. 6 *b*) zeigt sich die von dem Perichondrium der Oberfläche bis zum Perichondrium des Hämalcanals sich erstreckende Fasermasse besonders an der einen Seite ausgedehnt. Die Fasern umspinnen Inseln hyaliner Knorpelsubstanz, zeigen aber hier wie an anderen Stellen (Taf. XII Fig. 8 *h*) Zellen mit sparsamem Protoplasma und hellem ovalen Kern, so dass wir es also mit einem System fibroplastischer Zellen, mit Kernfasern, zu thun haben. Sie erscheinen ganz besonders zahlreich und dichtgedrängt dort, wo die Verkalkung des Knorpels ihren Anfang nimmt (Taf. XII Fig. 6 *c*, 7) und es scheint mir das ein Fingerzeig für die functionelle Bedeutung dieses Zellfasernetzes zu sein, nämlich die als Leiter der Ernährungsflüssigkeit, die für die Aufnahme der Kalksalze nothwendige physikalische Umänderung der hyalinen Intercellularsubstanz einzuleiten. Sie liegen meiner Ansicht nach in Räumen der hyalinen Zwischenzellsubstanz des Knorpels. Mögen die Wandungen noch so dicht der Faseroberfläche sich anschmiegen, immerhin wird sich dort eine capillare Flüssigkeitsschicht befinden. Die Fasern lassen sich auf Strecken isoliren. Ich betrachte diese Räume demnach als Saftcanälchen, die mit denen des gefässreichen Perichondrium sowohl des Hämalcanals, als der Oberfläche, in offener Verbindung stehen. Ich kann dabei auch nicht unterlassen darauf aufmerksam zu machen, dass gerade dort, wo die Fasern in grossen Mengen ihren Ursprung nehmen, an der Wand des Hämalcanals, die in demselben liegenden Gefässe von einem ausgedehnten, bindegewebigen Maschennetz umgeben sind, deren Räume ich wohl nicht zu gewagt als den Lymphbahnen zugehörig betrachte, um so mehr, weil das gleiche als epispinales, respective als epicerebrales Gewebe Gehirn und Rückenmark umhüllt und wohl kaum einer nach den neuesten Untersuchungen von Key und Retzius daran zweifeln möchte, dass wir es hier mit lacunären Lymphbahnen zu thun haben.

Ein weiteres Fasersystem geht an den hinteren Schwanzwirbeln von der dorsalen Wand des unteren Bogencanals aus (Taf. XII Fig. 7 *b*, *c*) und strahlt fächerartig gegen die elastica externa aus. Die mittle-

ren Fasern biegen in dieselbe ein und verlieren sich darin, während die äusseren seitlich abbiegen und in dem Perichondrium der Seitenfläche des Wirbelkörpers, an den Bogenbasen ihr Ende finden. Auch der an der Seitenfläche des chordalen Wirbelkörpers oder der Chordascheide gelegene Theil der skeletogenen Schicht wird von nach innen ausstrahlenden, wenn auch sparsam auftretenden Kernfasern durchsetzt, die ebenfalls in die elastica externa einstrahlen. Ein fächerartig angeordnetes Bündel netzförmig anastomosirender und theilweise in die elastica, theilweise auch in das Perichondrium der Bogenbasen einstrahlender Fasern, die sich wie die am Hämalcanal verhalten, geht von der unteren Wand des Rückenmarkcanals aus (Taf. XII Fig. 7 *c*). Aehnliche Bündel (Taf. XII Fig. 7) verlassen die Mitte der oberen Wand und die verkalkten Partien der Seitenwände und strahlen fächerartig gegen das Oberflächenperichondrium. Es ist entwicklungsgeschichtlich im höchsten Grade bemerkenswerth, wie durch den Verlauf der Hauptbündel die Anlage der oberen und unteren Bogenhälften ihren Ausdruck findet (Taf. XII Fig. 6, 7).

An den vorderen Schwanzwirbeln treten die Fasern weniger zahlreich auf und umgrenzen namentlich die Bogenbasen (Taf. XII Fig. 8 *ef*). Das von der oberen Wand des Hämal- der unteren des Spinalcanals ausgehende, starke Faserbündel (Taf. XII Fig. 8 *ef*) ist hier in zwei um die Bogenbasen gekrümmt nach aussen verlaufende getheilt. Dieselben sind durch eine hyaline Knorpelmasse getrennt, welche nur am Gefässcanal, und auch das scheint mir bezüglich der Beziehung zur Ernährung interessant, von sparsamen Kernfasern durchzogen wird. Immerhin strahlen auch diese Faserbündel mit ihren inneren Fasern in die elastica externa ein, während die äusseren sich theilweise in dem Perichondrium der Oberfläche, an den Bogenbasen, theilweise aber auch über die Spitzen der seitlichen Kalkstrahlen verlaufend in die dort besonders starke elastica verlieren.

Was die Verkalkung betrifft, so war dieselbe weder an den vorderen, noch an den hinteren Schwanzwirbeln sonderlich weit vorgeschritten. An den vorderen fand sich dieselbe im Inneren der Wand des oberen und unteren Canals (Taf. XII Fig. 8) den Bogenbasen entsprechend, und ausserdem auf dieselben übergreifend im Inneren der seitlichen Masse der skeletogenen Schicht. An den von mir untersuchten hinteren Schwanzwirbeln fand sich eine Verkalkung jederseits in dem oberen Theil der Seitenwand des Rückenmarkscanals, wie auch in der des canalis haemalis (Taf. XII Fig. 6, 7), ausserdem aber zeigten

sich an einer Seite stärker entwickelt als an der anderen, zerstreute, schwache Verkalkungsherde in der Wirbelseitenfläche resp. in der Peripherie der Hämapophysen (Taf. XII Fig. 6, 7). Allen diesen Verkalkungen ist auch an den Wirbeln der erwachsenen leidener Thiere eine Knorpelschicht aufgelagert, die in der Anordnung ihrer Knorpelzellen andere eigenartige Verhältnisse zeigte und mir daher den Gedanken nahe legte, dass sie möglicherweise nachträglich durch Umwandlung der Periostzellen, als secundäre Ablagerung, als eine Art osteoplastischer Schicht entstanden sei. Die Knorpelzellen zeigten sich abgeplattet, mit ihren Längsachsen parallel der Oberfläche. Möglich jedoch, dass die Knorpelzellen früher rund und vor der Verkalkung gebildet waren und erst durch den Druck des Oberflächenperichondrium, das ja im Laufe der Entwicklung fester wird, bei frühzeitigem expansivem Wachsthum des Wirbels abgeplattet wurden, nachdem unter ihnen gleichsam als festes Widerlager die Verkalkungsschicht entstanden ist. Für letzteren Umstand spricht mir die Erscheinung, dass die Zellen dort nicht abgeplattet erscheinen, wo die Verkalkung im Gewebe noch nicht erschienen ist. Immerhin dürfte es sich aber empfehlen beim Studium der Entwicklung des Cestracionwirbels, das ich nicht dringend genug günstig situirten Forschern anrathen kann, auf diesen Punct zu achten. Bei älteren Schwanzwirbeln ist die Verkalkung seitlich am Wirbel continuirlich und steht im Inneren der Bogenbasen mit der ringsum gehenden Verkalkung in der Wand des Rückenmarkcanals in Verbindung.

Die elastica externa, zu deren Beschreibung ich mich jetzt wende, ist an den hinteren Schwanzwirbeln des von mir untersuchten Exemplars weniger, als an den vorderen entwickelt (Taf. XII Fig. 8). Sie besteht aber hier wie dort aus zwei Bestandtheilen, aus den Kernfasern (Taf. XII Fig. 6, 7, 8, 9), die von der Peripherie, namentlich von dem canalis spinalis und haemalis kommend umbiegen und in mehreren Lagen unter einander anastomosirend um den Chordacanal verlaufen, und aus einer in Carmin sich dunkel färbenden Zone von Knorpelsubstanz (Taf. XII Fig. 9 *g*), die sich peripherisch auffasert und mittelst dieser Fasern mit den Kernfasern der skeletogenen Schicht continuirlich zusammenhängt. Eine scharfe Abgrenzung der sogenannten elastica existirt nirgends, auch nicht gegenüber dem chordalen Wirbelkörper, in den, wenn auch sparsam, derselben angehörende Fasern einstrahlen. Wir haben es also durchaus nicht mit einer sei es unterbrochenen, sei es continuirlichen Cuticularmembran zu thun und diese Erscheinung ist mir nicht allein bei diesen Thieren, sondern unter anderen

auch bei den Musteli im höchsten Grade aufgefallen und glaube ich, da das Material an letzteren verhältnissmässig leicht zu beschaffen ist, dass bei ihnen die speciellen Fragen der Entwicklung der elastica am leichtesten gelöst werden könnten.

An der dorsalen und ventralen Fläche erscheint die elastica deutlicher faserig und schärfer abgesetzt (Taf. XII Fig. 8) als an den Seiten. Im übrigen geht sie an den hinteren Schwanzwirbeln (Taf. XII Fig. 6 ringförmig um den centralen Doppelkegel und strahlt vorn, hinten und an der Peripherie der Wirbelhöhlungen Taf. XII Fig. 5 und schem. Zeichnung des Längsschnittes 10 Taf. XIV) in die Fasermassen des Perichondriums aus. Was die vorderen Schwanzwirbel betrifft, so zeichnet sich die elastica externa überall dort, wo die Strahlen des centralen Doppelkegels sich geltend machen (Taf. XII Fig. 8) durch eine besondere Stärke und Deutlichkeit aus. Ich habe bereits erwähnt, dass sie seitlich am schwächsten entwickelt ist und selbst da nur auf der Seite der beiden kleinen Nebenstrahlen (Taf. XII Fig. 8 *c d*). Hier, an der Innenfläche der verkalkten Seitentheile der skeletogenen Schicht besteht sie aus sparsamen Fasern. Zwischen den beiden dorsalen und ventralen Strahlen besteht sie Taf. XII Fig. 8, 9 wie an den hinteren Wirbeln aus übereinander liegenden, netzförmig anastomosirenden Kernfasern, zwischen diesen jedoch und den stärker entwickelten Seitenstrahlen und ganz besonders über dem kolbenförmig verdickten Ende der letzteren (Taf. XII Fig. 9 *g* aus einem in Carmin stark sich färbenden Streifen hyalinen Knorpels mit mehrschichtigen, von der Peripherie gegen das Centrum hin deutlich abgeplatteten Knorpelzellen. Der Streif ist namentlich scharf gegen den chordalen Wirbelkörper abgesetzt, während von der skeletogenen Schicht her die das Licht stark brechenden Fasern derselben in die gefärbte Intercellularsubstanz des Knorpelstreifens der elastica einbiegen oder in derselben sich verlieren. Die abgeplatteten Knorpelzellen zeigen hier und da Fortsätze, die an der Basis protoplasmatisch, gegen die Spitze hin als stark lichtbrechende, kurze Fasern erscheinen, die sich ebenfalls in der Intercellularsubstanz verlieren. Zwischen den Strahlen des centralen Doppelkegels erscheint die Masse der elastica eingebuchtet Taf. XII Fig. 8, 9 über die Enden derselben aber vorgewölbt (Taf. XII Fig. 8, 9). Somit bietet sie auf dem Querschnitt nicht das Bild eines Kreises, sondern eines Oktogons (Taf. XII Fig. 8).

Es ist mir unzweifelhaft, dass die Vorbuchtungen derselben auf rein mechanischem Wege dadurch hervorgebracht sind, dass die ex-

centrisch wachsenden Kalkstrahlen dieselben vor sich hertreiben, ein Vorgang, der durch ein etwaiges concentrisches Wachsthum der skeletogenen Schicht nicht behindert wird. Es muss demnach das Wachsthum von innen nach aussen an der Stelle, wo die Kalkstrahlen sich geltend machen, das Wachsthum von aussen nach innen, das man auf Grund der Einbiegung zwischen den Strahlen innerhalb mässiger Grenzen anzunehmen genöthigt ist, übertreffen. Wo die Kalkstrahlen wie an den hintern Wirbeln noch nicht, oder kaum entwickelt sind, fehlt daher der wellenförmige Verlauf. Bei diesen Wachsthumsverhältnissen der skeletogenen Masse und des eigentlichen Wirbelkörpers muss nun selbstverständlich die elastica gedrückt und gedehnt werden und dadurch werden einmal die Ausläufer der Kernfasern in die Länge gezogen, zweitens aber mit Schwund der zwischenliegenden Inseln hyalinen Knorpels zusammengedrängt. Dieser Vorgang lässt sich deutlich an den vorderen Schwanzwirbeln nachweisen, bei denen die Maschen zwischen den Fasern enger sind. Zugleich muss aber durch das Wachsthum der Bogen von aussen nach innen, bei dem gleichzeitig stattfindenden excentrischen Wachsthum des eigentlichen Wirbelkörpers eine grössere Menge der in der fortsatzbildenden Schicht verlaufenden Fasern zur Bildung der elastica beitragen. Dieselbe wird somit an den vorderen Schwanzwirbeln stärker, und so erklärt sich, da jede Bogenhälfte in der embryonalen Bildungsmasse für sich entsteht und ihr eigenes, aber immer gegen die Achse des Wirbels gerichtetes Wachsthum besitzt, mit Leichtigkeit der bogenförmige, mit der Concavität nach aussen gekehrte Verlauf der Fasern in dem Wirbelkörperantheil der skeletogenen Schicht und das Einbiegen in die Masse der elastica, das an den weiter entwickelten vorderen Schwanzwirbeln so ganz besonders deutlich zu Tage tritt. Ein gleicher Druck muss auch auf den knorpligen Theil der elastica externa ausgeübt werden und liegt der Beweis in der regelmässigen Abplattung der Zellen von aussen nach innen. Der Grad der Abplattung, die im Centrum am stärksten ist, beweist dann weiter das Ueberwiegen des Druckes beim expansiven Wachsthum des chordalen Wirbelkörpers. Der Druck und die Dehnung, welche die Elemente nothwendig erfahren müssen, wird nun selbstverständlich nicht ohne Einfluss auf die physikalische Beschaffenheit derselben sein. Wie ein beständiger oder oft und lange wirkender Druck an der Hautoberfläche die Verhornung der Epidermiszellen befördert, so wird meiner Ansicht nach der hier wirkende Druck und die Dehnung der Intercellularsubstanz

den Zellausläufern des knorpeligen Theiles der elastica, sowie den Ausläufern der Faserzellen immer mehr den Character des elastischen Gewebes aufprägen. Derselbe manifestirt sich unter Anderem auch in der immer mehr zunehmenden Fähigkeit das Licht stark zu brechen, ein Vermögen, das an der elastica der hinteren Schwanzwirbel lange nicht in dem Maasse zu Tage tritt.

An diese immer schärfere Ausprägung des elastischen Characters des Gewebes muss sich aber noch eine weitere Folge knüpfen. Die Festigkeit der elastica muss auch ihren Einfluss auf die von aussen nach innen wachsenden Kalkstrahlen ausüben. Das Längenwachsthum muss in dem Augenblicke, wo die elastica erreicht wird, ein Hemmniss erfahren, und das zeigt sich meiner Ansicht nach einmal an der kolbenförmigen Verdickung oder in der Gabelung der Enden der Kalkstrahlen, gleichzeitig aber darin, dass die Verkalkung des Gewebes nicht der Wachsthumsrichtung entsprechend radiär von innen nach aussen, sondern transversal vor sich geht. Die Strahlen bieten ja das Bild lamellöser Schichtung dar. Dass es nun Verhältnisse geben kann, wo der Widerstandsdruck nicht mehr dem Wachsthumsdruck von innen nach aussen die Waage hält, ist leicht begreiflich und findet seinen Ausdruck in der Durchbrechung der elastica von innen nach aussen, wie wir es in den folgenden Abhandlungen bei anderen Familien der Plagiostomen sehen werden. Es lässt sich dabei auch leicht a priori sagen, wo die elastica am längsten continuirlich bleiben muss, wenn die Durchbrechung derselben von innen nach aussen stattfindet. Selbstverständlich an den Basen der Bogen, wo in Folge der Massenentwicklung der skeletogenen Schicht dem expansiven Wachsthum der eigentlichen Chordascheide der grösste Widerstand geleistet wird. Daher auch die querovale Gestalt des Wirbelkörpers.

Es muss aber nun noch eine wichtige Frage aufgeworfen werden. Warum verschwindet bei Cestracion die elastica auf der einen Seite und warum wird ferner die elastica, wie sich nicht läugnen lässt, an den in der Entwicklung vorgeschrittenen, vorderen Schwanzwirbeln, bei dem stärkeren Druck und der stärkeren Dehnung, die dieselbe hier erfahren muss, nicht dünner, sondern sogar bis zu einem gewissen Grade, der, wie ich annehmen muss, sein Ende mit dem Verschwinden der Zellen und Zellreste in derselben findet, stärker? Diese beiden Fragen erscheinen mir äusserst wichtig und

hängen mit der Frage nach den Ernährungsbahnen dieser eigenthümlichen, von Kernfasern durchsetzten Knorpelform zusammen.

Ich habe bereits früher erwähnt, dass nach meinen Beobachtungen die Kernfasern nicht mit der Intercellularsubstanz des Knorpels verwachsen, sondern durch eine, wenn auch noch so minimale Flüssigkeit oder Kittsubstanz getrennt sind, und dass sich somit längs der Kernfasern von der Peripherie bis in das Wirbelcentrum Ernährungswege, Saftbahnen begeben, die sich durch den Connex der Fasern mit der Masse der elastica mit dieser fortsetzen. Ich denke der schematische Längsschnitt einiger Wirbel (Taf. XIV Fig. 10), an dem die Ernährungsbahnen auch des Perichondriums roth gehalten sind, versinnlicht dieses Verhältniss ganz gut und erklärt uns einmal die Ausgiebigkeit des excentrischen Wachsthums des eigentlichen Wirbelkörpers, sowie die Möglichkeit des concentrischen Wachsthums der skeletogenen Schicht, dann aber vor allen Dingen auch das Längen- und Höhenwachsthum des centralen Doppelkegels an den Wirbelrändern und die Wucherung der an der Innenfläche des centralen Doppelkegels gelegenen Knorpelschicht gegen den Chordacanal. So lange nun den Ernährungsflüssigkeiten nicht die Möglichkeit benommen ist, sei es auf dem Wege der Imbibition einer Kittsubstanz, wie ich anzunehmen geneigt bin, sei es durch die Kapillarattraction in Safträumen getrieben, sich längs den Kernfasern und der elastica zu bewegen, werden die Zellen resp. die Zellreste ernährt werden und somit im Stande sein durch fortdauernde Umwandlung des Protoplasma oder durch Abscheidung einer Intercellularsubstanz die Fasern und die elastica wachsen zu lassen. Sowie freilich der Wachsthumsdruck so gross geworden ist, dass die Imbibition resp. Capillarattraction durch Compression der Wege resp. Verschwinden der Kittsubstanz unmöglich wird, so wird selbstverständlich die Ernährung der Zellen aufhören, dieselben werden verschwinden und es hört damit auch die Möglichkeit des Wachsthums der elastica auf. Dieselbe wird bei fortdauerndem Wachsthumsdruck zu einer dünnen, elastischen Platte (Spinax) gedrückt, gedehnt, schliesslich auch zerrissen. Ich habe das in den schematischen Figuren der Selachierwirbel durch rothe resp. grüne Farbe (Zellen- und zellenlose elastica) ausgedrückt. Bei excessivem Wachsthumsdruck wird selbst die elastische Substanz zum Verschwinden gebracht werden können. Jedenfalls finden alle diese Processe erst nahe vor dem Abschluss des Wirbelwachsthums ihr Ende.

Ich halte ferner dafür, dass die Ernährungsmöglichkeit des Ge-

webes der elastica und somit die Persistenz desselben bei einseitigem Wachsthumsdruck eine viel grössere ist, als wenn sich der Wachsthumsdruck auf beiden Seiten das Gleichgewicht hält, die Compression also allseitig gleichmässig geschieht. Damit stimmt ganz gut die Beibehaltung eines Restes der elastica auf der einen Seite des Cestracionwirbels, während sie an den vorderen Schwanzwirbeln an der andern Seite verschwunden ist. Der einseitige Wachsthumsdruck an der einen Seite wird meiner Ansicht nach vollkommen gut durch das Auftreten der beiden kleinen, asymmetrischen Nebenstrahlen illustrirt und es stimmt damit ferner die Thatsache, dass bei allen Haifamilien, wie Scymnus, Spinax etc., bei denen sich keine Wachsthumsunterschiede an verschiedenen Stellen, sei es der skeletogenen Schicht, sei es des eigentlichen Wirbelkörpers, nachweisen lassen, die elastica sich gleichmässig verdünnt und gleichmässig verschwindet.

Ich glaube alle diese Ausführungen sind wohl geeignet der elastica externa ein erhöhtes Interesse zuzuwenden, und es sei mir zum Schluss derselben gestattet folgenden morphologisch wichtigen Satz besonders hervorzuheben.

Die elastica externa ist keine ursprüngliche Cuticularbildung, sondern besteht aus Zellelementen Kernfasern resp. aus Knorpel. Sie ist jedenfalls nicht durch einen Secretionsprocess hervorgerufen, sondern durch allmälige Umwandlung von Zellen allein, oder von diesen in Verbindung mit einer ursprünglich vorhandenen Intercellularsubstanz, oder was auch bei einzelnen Familien nicht ausgeschlossen sein möchte durch Umwandlung von letzterer allein in elastische Fasern oder Platten.

Die in Aussicht gestellten entwicklungsgeschichtlichen, weiteren Untersuchungen, für die, wie bereits erwähnt, die leicht zu beschaffenden Embryonen von Mustelus und Acanthias Ausschlag gebend sein werden, werden über die letzten Puncte Entscheidung bringen.

Die elastica sowohl, wie die im Bereiche der Bogen und der anderen Theile der skeletogenen Schicht auftretenden Kernfasern sind hervorgerufen durch den Wachsthumsdruck der um diese Zellen resp. Intercellularsubstanzen liegenden Gewebe.

Fragen wir ferner nach dem Ursprung der Bildungszellen dieser Gewebe, so lautet darauf die Antwort einfach, sie sind aus irgend welchem Grunde früher oder

später in der Entwicklung zurückgebliebene Zellen des ursprünglichen Bildungsgewebes (Embryonal-Zellen der Urwirbelplatten, die um die Chorda und das Centralnervensystem (membrana reuniens superior und inferior gelagert bei allen Wirbelthieren neben der Chorda und deren cuticular abgesonderten Scheide, der elastica interna, die einheitliche Grundlage des Achsenskeletes darstellen.

Ich werde alsbald die Puncte, die mir zu diesem Stehenbleiben einer Anzahl von Zellen im Inneren der Bildungsmasse des Achsenskeletes in Beziehung zu stehen scheinen, hervorheben, freilich mit dem Bewusstsein, dass damit keine Erklärung des Vorganges gegeben ist. Hoffentlich werden sie zu weiterem Nachdenken und Forschen Veranlassung geben.

Bevor ich nun darauf und auf die aus meinen bisherigen Untersuchungen des Baues der Wirbelsäule und deren Entwicklung sich ergebenden, stammesgeschichtlichen Resultate eingehe, die so recht eigentlich durch meine Erfahrungen über Bau und Entwicklungsgeschichte der elastica externa ihre Basis gefunden haben, will ich zuvor die Verhältnisse der wenigen fossilen Repräsentanten der Familie, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte und unzweifelhaft als Cestracionten diagnosticiren konnte, schildern.

Von den von mir am Anfange erwähnten Thieren kann ich nur die aus dem oberen Jura als unzweifelhafte Cestracionten hinstellen. Der Wirbel aus der mittleren Kreide ist mir trotz seiner äusseren Aehnlichkeit mit einem Cestracionwirbel noch zweifelhaft, und es wäre möglich, dass er einem Repräsentanten der Familie Scyllium angehörte. Ich werde das, was für einen Cestracionwirbel spricht, nach Schilderung der Wirbel aus dem oberen Jura vorbringen.

Es wäre mir auch nicht mit Sicherheit gelungen das Stück einer Wirbelsäule aus den Solenhofener Schiefern (Moernsheim) zu bestimmen, wenn mir nicht die Wirbel von Acrodus (Cestracion falcifer) zur Vergleichung gedient hätten und wenn ich nicht im Stande gewesen wäre die Placoidschuppen zu untersuchen. Bevor das der Fall war habe ich lange geschwankt, ob ich es nicht mit einem Repräsentanten der Familie Spinax zu thun habe. Selbst die beiden gerade gestreckten Hautstacheln (Taf. XIII Fig. 11, 12) gaben mir keine sicheren Anhaltspuncte für Cestracion. Die Placoidschuppen der Familie Cestracion in ihren fossilen Repräsentanten sind jedoch so characteristisch, dass ich ihre Beschreibung an die Spitze stellen

möchte. Ich kenne aus den übrigen Haifamilien keine ihnen in der Form ähnelnden, und so bieten sie ein wichtiges diagnostisches Merkmal, auf das unter allen Umständen Werth zu legen ist.

Die Placoidschuppen des lebenden Cestracion Taf. XIII Fig. 13, die ich den hinteren Schwanzwirbeln entnommen habe, zeichnen sich durch die ungemein grosse, im Ganzen die Form des Stachels der eigentlichen Schuppe wiederholende, rhomboidale Fussplatte aus. Dieselbe erscheint verhältnissmässig zart, die scharfen Ränder erscheinen unregelmässig gezackt Taf. XIII Fig. 13 *a* und sind von einem breiten, in radiärer Richtung gestreiften Saume begrenzt, mit dem sie in das Cutisgewebe eingelassen sind. Die Oberfläche des kegelartig gegen den Stachel sich erhebenden Haupttheils, der den vier Winkeln entsprechend gratartig vorspringende und gegen den Stachel verlaufende Leisten, mit zwischen liegenden, flachen Aushöhlungen besitzt, zeigt eine musivische Felderung Taf. XIII Fig. 13', die wie bei andern Haien ihren Grund in den aufgelagerten, basalen Theilen der Epidermiszellen hat. Die eigentliche Schuppe, deren histologische Verhältnisse ebenso, wie die der Fussplatte, durch die ausgezeichneten Untersuchungen Hertwig's[1] in ausgiebiger Weise bei anderen Haien festgestellt sind, und keine Besonderheiten darbieten, zeigt einen schräg aufgerichteten, spitz auslaufenden Stachel Taf. XIII Fig. 13 *b*, ein vorspringendes, abgerundetes Knie, zwei stumpfe, abgerundete Seitenflügel Taf. XIII Fig. 13 *cd* und einfach radiär gegen diese austrahlende Dentinröhren. Die Pulpahöhle ist rund. Auf der Mitte der Schuppenoberfläche erhebt sich ein Kamm Taf. XIII Fig. 13, der am Knie am höchsten ist und an der Basis am breitesten erscheint, gegen die Spitze des Stachels hin aber allmälig niedriger und schmäler werdend sich verliert.

Was die Placoidschuppen der beiden fossilen Cestracionten des oberen Jura betrifft, so habe ich auf dem Längsschnitt Taf. XIII Fig. 16 bei dem Moernsheimer Exemplar nur Theile der Fussplatte gesehen und hat es dabei fast den Anschein, als sei dieselbe weniger ausgedehnt gewesen, als bei dem jetzt lebenden Cestracion. Ebenso scheint den ausgestorbenen Cestracionten der Kamm auf der Oberfläche der Schuppe gefehlt zu haben, während die Neigung des Stachels dieselbe geblieben ist Taf. XIII Fig. 16. Die Form der Schuppe ist dagegen eine viel ausgeprägtere, und gerade dadurch

[1] Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaer Zeitschrift für Naturwissenschaften Bd. VIII.

ist es mir möglich gewesen das Moernsheimer Exemplar unzweifelhaft als Acrodus zu bestimmen. Es ist mir sogar nicht unwahrscheinlich, dass dasselbe ein falcifer ist und dass die Unterschiede in der Form der Schuppenplatte daher rühren, dass dieselben differenten Stellen des Körpers entstammen. Das Knie (Taf. XIII Fig. 14, 15) ist bei beiden Thieren stark vorspringend, die Flügel namentlich auf der einen Seite hakenförmig gebogen, spitz auslaufend und der Stachel besonders bei dem Cestracion aus Moernsheim wie ein javanischer Kris geflammt und gekrümmt. Die Form ist so characteristisch (Taf. XIII Fig. 15), dass ich nicht glaube, dass sich bei Untersuchung von Fossilien ein Zweifel erheben kann, ob der Wirbel Cestracion angehört oder nicht, wenn die etwa vorhandenen Placoidschuppen eine Form wie die abgebildeten zeigen.

Unendlich viel schwieriger ist die Bestimmung der Wirbel, und desshalb bin ich auch mit Bezug auf den Wirbel aus der mittleren Kreide von Jerusalem, trotz der so in die Augen fallenden Aehnlichkeiten (Taf. XIII Fig. 19, 20), nicht vollkommen sicher, ob er einem Cestracion angehört. Eine mikroskopische Analyse würde, da der Wirbel defect war, keine genügenden Anhaltspuncte gegeben haben, und wenn ich auch an die Zugehörigkeit zur Familie glaube, so würden doch erst die weiter ausgedehnten Untersuchungen an grösserem Material sicheren Entscheid bringen.

Ich beginne zuerst mit der Schilderung der Wirbel des Acrodus falcifer (Taf. XIII Fig. 17). Das Aeussere bietet ausserordentlich wenig Characteristisches. Der Wirbel ist dorsoventral stärker entwickelt, als von vorn nach hinten. Er besitzt leicht aufgeworfene, schmale, vordere und hintere Ränder, die Enden des centralen Doppelkegels. Zwischen denselben erscheint die Wirbelseitenfläche vertieft. Die dem Wirbel anhaftenden oberen und unteren Massen enthalten ausser den Placoidschuppen von Bogenresten, wie ich gleich hier einschalten will, keine Spur.

Schärfer ausgeprägt, allein in derselben allgemeinen Form, erscheinen die Wirbel aus Moernsheim. Das Stück der Wirbelsäule gehört vorzugsweise dem Schwanze an. Die in der dorsoventralen Richtung entwickelten, mit schmalen, aufgeworfenen Rändern versehenen Wirbel (Taf. XIII Fig. 18) zeigen sich auch hier seitlich ziemlich stark vertieft und bemerkt man an den am besten erhaltenen, wie bei dem lebenden Cestracion, an der ausgehöhlten Seitenfläche zwei breite, ungetheilte Leisten mit drei flachen Vertiefungen (Taf. XIII Fig. 18 *a*) an der Grenze derselben. Diese Erscheinung,

die sich auch an dem Wirbel aus der mittleren Kreide (Jerusalem) geltend macht, an dem die Vertiefungen Gruben darstellen, die bis zum Wirbelcentrum reichen, weil die den im Leben vorhandenen Hyalinknorpel ersetzende Kreidemasse herausgefallen ist, in Verbindung mit der Thatsache, dass auch hier, die Wirbelseitenfläche ausgehöhlt und der vordere und hintere Rand wie bei Acrodus schmal und aufgeworfen (Taf. XIII Fig. 19) erscheint, sowie die ovale Form der Höhlung (Taf. XIII Fig. 20), die in ihrer Gestalt und Sculptur durchaus der Wirbelhöhlung des Cestracion Philippi entspricht, haben mich zur Annahme geleitet, dass wir es mit einem Cestracionwirbel zu thun haben. Dafür spricht auch die stärkere Entwicklung des Wirbels in dorsoventraler Richtung.

Die mikroskopische Analyse des mir zu Gebote stehenden Materials wäre im höchsten Grade unbefriedigend gewesen, wenn ich nicht den Acrodus falcifer als sichere Grundlage gehabt hätte. Lege ich nun nicht diesen, sondern den Acrodus von Moernsheim meiner Schilderung zu Grunde, so geschieht das deshalb, weil der Acrodus falcifer in den fossilisirten Theilen der Wirbel durchaus keine abweichenden Verhältnisse darbietet und dann, weil das Moernsheimer Bruchstück der Wirbelsäule besser conservirte Bestandtheile zeigt. Von allen Elementen des Wirbels ist bei Acrodus nur die Masse des eigentlichen Wirbelcentrums, welches die Kalkstrahlen abschickt, mit Andeutungen der Strahlen selber (Taf. XIII Fig. 23) vorhanden. Bei dem Moernsheimer Exemplar sieht man sogar noch Reste des centralen Doppelkegels Taf. XIII Fig. 23 *a*), ja selbst Ueberbleibsel der verkalkten Seitentheile der skeletogenen Schicht (Taf. XIII Fig. 23 *b*). Sowohl die Chorda, wie die an der Innenseite des Doppelkegels liegende, hyaline und faserknorplige Schicht, selbst Theile des Doppelkegels, ausserdem der zwischen den Strahlen liegende Knorpel, ja die Strahlen selber, oder Abschnitte derselben können verschwunden sein, und von den Bogen und der skeletogenen Schicht sind nur ganz unbedeutende Reste vorhanden.

Die Erscheinung ist bedauerlich und erschwert die Diagnose der Wirbel ganz ausserordentlich, aber sie ist im höchsten Grade interessant und wirft meiner Ansicht nach ein helles Licht auf die Richtigkeit der Darlegungen über den Bau und die Ernährungsverhältnisse der Wirbel der Cestracionten überhaupt. Die Wirbelsäule von Cestracion zeigt so ausgedehnte Verkalkung, dass man von vornherein glauben sollte, dass die Conservirung derselben im fossilen Zustande keinen Schwierigkeiten unterliegen könnte und dass sie prachtvoll

erhalten sein müssten, um so mehr, weil gerade die Wirbel, die im lithographischen Schiefer eingebettet sind und nicht mehr feste Theile zeigen einen so ausgezeichneten Erhaltungszustand zeigen. Dennoch ist das nicht der Fall. Die meisten Bestandtheile sind ausgefault. Das deutet auf eine geringe Solidität, die dadurch bedingt sein möchte, dass den auflösenden Flüssigkeiten ein leichterer Zugang zu den einzelnen Wirbelelementen ermöglicht ist, als es bei anderen Haifamilien z. B. Squatina der Fall. Meiner Ansicht nach liegt der Grund in der verhältnissmässig geringen Verbreitung wahrer hyaliner Knorpelmassen und der grossen Ausdehnung der Elemente der elastica sowohl, wie der von Kernfasern durchsetzten Knorpelsubstanz. Die differenten, den Knorpel zusammensetzenden Gewebe bedingen eine grössere Permeabilität desselben, um so mehr, wenn meine Annahme, dass die darin gelagerten Fasern zugleich die Ernährungs-, die Saftbahnen des Knorpels andeuten richtig ist. Die zerstörende Flüssigkeit muss sich dann dort leicht ausbreiten, wo dieselben reichlich vorhanden sind und darin liegt für mich einzig und allein die Erklärung, warum gerade die von den Fasern durchsetzten Partien und die ihnen benachbarten, verkalkten Massen vorzugsweise gelitten haben, ja ganz verschwunden sein können. Ich meine wir haben damit ein schlagendes Beispiel, wie die mikroskopische Forschung auf paläontologischem Gebiet auch werthvoll ist für die Erkenntniss der Structurverhältnisse lebender Gewebe.

Statt der Chorda und der hyalinen Knorpelschicht finden sich Kalkspathplatten (Taf. XIII Fig. 22 *d*), während diese im Inneren mit von aussen eindringenden, amorphen Schiefermassen (Taf. XIII Fig. 22 *c*) abwechseln. Es möchte nicht sehr schwer fallen den eigenthümlichen Unterschied in der Zusammensetzung der ausfüllenden und die weichen Gewebe ersetzenden Gesteinsmassen zu erklären, nachdem ich durch meinen verehrten Collegen Römer über die allgemeinen Bedingungen, unter denen Kalkspath innerhalb eines Gesteins auftritt, aufgeklärt worden bin. Die Erklärung bezieht sich nicht blos auf Cestracion, sondern auch auf die zusammenhängenden Wirbel von Squatina acanthoderma (Oberer Jura, Nusplingen). Bei der Einbettung des todten Thieres, oder der Wirbelsäule desselben werden zunächst die am leichtesten vergänglichen und ausfaulenden Gewebe, wie die Chorda und die centralen, bindegewebigen Massen der Intervertebralsubstanzen von der Flüssigkeit der Einbettungsmasse durchtränkt, sei es, dass dieselbe bei gebrochenem Achsenskelet direct in die Gewebe eintritt, sei es, dass sie bei vollkommen

erhaltenen Thieren auf dem Wege der Endosmose durch das festere Perichondrium hineindringt und dieselben zerstört, während Knorpel und Perichondrium langen Widerstand leisten, bis unter dem einwirkenden hohen Druck und der Concentration der eindringenden Flüssigkeit das Herauskrystallisiren der Platten vor sich geht. Die langsam nachdringenden, amorphen Gesteinsmassen werden dann in Folge des später eintretenden Ausfaulens der hyalinknorpligen Massen an deren Stelle zwischen den ausdauernden, verkalkten und fossilisirenden Knorpel gepresst.

Die Reste des centralen Doppelkegels Taf. XIII Fig. 21, 23*a* sind auch im fossilen Zustande durch die mit amorphen Gesteinsmassen erfüllten, abgeplatteten Knorpelhöhlen kenntlich. Die Reste des Doppelkegels sowohl, wie der darauf liegenden Masse verkalkten Knorpels, der die Strahlen aussendet, characterisirt sich auf dem Längsschliff (Taf. XIII Fig. 22 gegenüber den Doppelkegeln der Spinaces, die ich bei der Untersuchung auch vorzugsweise ins Auge gefasst hatte, durch die flache Krümmung, und ich glaube damit ein recht wichtiges, unterscheidendes Merkmal angegeben zu haben. Ein unterscheidendes Merkmal von Acrodus gegenüber dem Cestracion Philippi besteht in der grossen Ausdehnung, die die den Doppelkegel bedeckende, die Kalkstrahlen aussendende, verkalkte Knorpelschicht erfährt (Taf. XIII Fig. 21 *b*. 22 *a*). Es wäre wohl wichtig den jetzt lebenden, californischen Cestracion zu untersuchen. Vielleicht zeigt derselbe Verhältnisse, welche auf diese Massenentwicklung bei den fossilen Cestracionten hinweisen. Namentlich erscheint dieselbe an den Seiten stärker entwickelt, als oben und unten (Taf. XIII Fig. 21). Die Structur verkalkten Hyalinknorpels ist auch im fossilen Zustande nicht zu verkennen.

Was die Kalkstrahlen betrifft, so habe ich dieselben nur an den am besten erhaltenen Wirbeln auf dem Querschnitte nachweisen können (Taf. XIII Fig. 23). Bei einigen glaubte ich Andeutungen der acht Hauptstrahlen zu sehen, allein es liess sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden, ob wirklich alle während des Lebens vorhanden waren, ferner auch nicht, in welcher Anordnung. Am regelmässigsten fand ich vier starke Strahlen. Uebrigens ist es ja denkbar, dass die Zahl der Strahlen bei den verschiedenen Cestracionten schwankt. Es wäre das ausserordentlich wichtig zu constatiren, wie auch, ob Differenzen in der Zahl während verschiedener Altersperioden vorhanden sind. Ich kann diesen Punct nicht genug der Beachtung empfehlen und mache in dieser Beziehung

auch hier wieder auf die Untersuchung des Cestracion Francisci aufmerksam, um so mehr, weil diese Verhältnisse bezüglich der Stammesgeschichte einer ganzen Anzahl von Haifamilien, wie der Musteli etc., bei denen ebenfalls in früher Entwicklungsperiode von dem centralen Doppelkegel Kalkstrahlen ausgehen, von fundamentaler Bedeutung sind. Es sind, wie ich mich überzeugt habe, und wie ich in kommenden Abhandlungen nachzuweisen hoffe, von den Vorfahren ererbte, characteristische Gebilde, die einen eigenen Entwicklungstypus bedingen, im Gegensatz zu einer anderen Reihe, die ihre Vertreter in der Familie Scyllium hat.

Im Anschlusse an diese Untersuchungen über Cestracion und ganz besonders an den Bau der elastica externa erlaube ich mir bereits an dieser Stelle meine Erfahrungen über die Entwicklung der in der Classe der Elasmobranchier eine so wichtige Rolle spielenden elastica darzulegen, andererseits aber auch meine Vorstellungen über die Stammesgeschichte der niederen Wirbel- speciell Schädelthierclassen vorzutragen, um daran in kommenden Abhandlungen die specielle Stammesgeschichte der einzelnen Classen knüpfen zu können. Ich halte mich für berechtigt diese generelle Stammesgeschichte besonders mit Bezug auf den Bau und die Entwicklung der Wirbelsäule schon jetzt zu geben, und in den kommenden Abhandlungen die Detailbeweise für diese Grundanschauungen vorzubringen und die specielle Stammesgeschichte namentlich der Haie, Reptilien und Amphibien folgen zu lassen, weil meine Untersuchungen soweit gediehen sind, dass sie mich zu einem bestimmten Urtheil und zu einer festen Ansicht in dieser Richtung zwingen, und weil ich damit den folgenden Abhandlungen eine feste Basis und die leitenden Gesichtspuncte gebe. Die Summe meiner Erfahrungen, die ich im Kommenden entwickeln will, nehmen dabei auch ganz besonders Rücksicht auf die Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus meines ausgezeichneten Collegen und Freundes Gegenbaur, sowie auf seine und anderer vergleichenden Anatomen Schriften allgemeinen morphologischen Inhalts, und wenn ich in der allgemeinen Schilderung Autoren kaum nenne, so wird in den folgenden Abhandlungen desto mehr Gelegenheit sein auf die speciellen Verdienste meiner Vorgänger zurückzukommen.

Meine Anschauungen sind, wie ich gleich rechtfertigend vorausschicken will, gewonnen durch genaue Untersuchungen des Baues, theilweise auch der Entwicklung der überwiegenden Mehrzahl der jetzt

lebenden Hai- und Rochenfamilien nicht allein, sondern auch der einzelnen Gattungen und Individuen innerhalb derselben, ferner der Cyclostomen, der Ganoiden mit Ausnahme des Calamoichthys und des Polypterus, eines Theils der Teleostier, beider Dipnoi und beinahe aller Perennibranchiaten und Derotremen, ganz abgesehen von den von mir und meinen Schülern[1] bereits in früheren Jahren untersuchten Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern. Somit mögen die folgenden Deductionen wohl als discussionsfähig erscheinen. Stützend zur Seite standen mir dabei die vielen Abbildungen in den Abhandlungen verschiedener Autoren über die erste Entwicklung des Wirbelthierleibes und die ersten Organanlagen aus den verschiedensten Classen. Ich hebe dabei hervor, dass der von mir gegebene Stammbaum (Taf. XIV Fig. 24) als Unterlage Bau und Entwicklung der Wirbelsäule hat, allein dabei sind die übrigen Organe keineswegs ausser Acht gelassen und ich glaube man wird selten finden, dass bekannte und anerkannte Organisationsverhältnisse keine Berücksichtigung erfahren haben und mit dem Stammbaum in schreiendem Widerspruch stehen. Ich glaube demselben einen um so grösseren Werth beimessen zu dürfen, weil er einmal nicht mit den paläontologischen Erfahrungen in Widerspruch steht und weil zweitens die Wirbelsäule neben dem Schädel, genug das ganze Achsenskelet, eine Bildung ist, die, wie es wohl von keinem bezweifelt werden möchte, in ihrem Bau und ihrer Entwicklung für die Stammesgeschichte der Wirbelthiere am meisten ausschlaggebend ist, um so mehr, weil dasselbe sich aus verhältnissmässig einfachen Grundelementen, die innerhalb enger Grenzen variiren, aufbaut. Was ferner für die Zulässigkeit der vorzubringenden, stammesgeschichtlichen Folgerungen spricht, ist der Umstand, dass der von mir aufgestellte Stammbaum nur unbedeutend von den bis dahin expressis oder impressis verbis von anderen dargelegten Ansichten über den verwandtschaftlichen Zusammenhang der niederen Wirbelthiere vorgebracht wurde.

Was die Bildung der elastica externa und der Kernfasern der Selachierwirbel überhaupt anbetrifft, so habe ich bereits früher mit kurzen Worten hervorgehoben, welche Theile der Bildung derselben zu Grunde liegen. Es sind grössere oder geringere Mengen der ursprünglichen embryonalen Zellen der um die Chorda, das Rückenmark und die grossen Gefässe aus den Urwirbelplatten differenzirten Belegschicht, von denen ein Theil ringförmig um die Chorda gela-

[1] Anatomische Studien. Bd. I.

gert ist, mehr dem Bezirke des eigentlichen Wirbelkörpers angehört (elastica externa), während ein anderer Theil in den Bereich der sich differenzirenden Bogen, respective der spina haemalis und neuralis fällt (Kernfasern der skeletogenen Schicht). Gegenüber der Mehrzahl der übrigen um die Chorda und deren elastica gelagerten Zellen und den meisten, welche den Rückenmarkscanal und das Visceralrohr umgeben und sich zu den festen Skelettheilen, Hyalinknorpel, verkalkter Knorpel fortbilden, bleiben sie in der Entwicklung zurück, wenigstens erreichen die aus ihnen hervorgehenden Gewebe keine so hohe Entwicklungsstufe. Sie können, soweit sie die elastica zu bilden bestimmt sind, wie ich bei jungen Musteli gesehen, bis zu Hyalinknorpel sich fortbilden, allein ihre Intercellularsubstanz ist dann sparsamer und besitzt, wie man an dem starken Lichtbrechungsvermögen erkennt, eine andere physikalische Beschaffenheit. Die Zellen sind dabei statt rundlich abgeplattet, Bindegewebszellen ähnlicher als Knorpelzellen. Die anderen nicht zur elastica sich umbildenden, in der Entwicklung zurückbleibenden Zellen der Chordascheide sowohl, wie der skeletogenen Schicht werden, wie bereits erwähnt, zu Kernfasern. Die Umwandlung dieser Zellen zu den verschiedenen Gestalten, in denen namentlich die elastica auftritt, als Kernfasermasse, elastische Fasern, respective als eigenartiger Hyalinknorpel, bedarf noch der näheren Feststellung und ist es mir sehr wahrscheinlich, dass bei verschiedenen Thieren und Thierfamilien darin wesentliche Verschiedenheiten herrschen, immer aber ist diese Umwandlung der Zellen resp. der von ihnen gebildeten Intercellularsubstanzen abhängig von dem Wachsthumsdruck der Umgebung. Was die elastica externa betrifft, so beruht deren Bildung auf dem expansiven, excentrischen Wachsthum der ringförmig um die Chorda liegenden Chordascheide und dem concentrischen Wachsthum der fortsatzbildenden Schicht, sei es der Bogen allein, oder dieser in Verbindung mit dem Perichondrium, letzteres in dem Falle, wenn sich die Bogen nicht rings um den eigentlichen Wirbelkörper aus der skeletogenen Schicht differenziren. Die Kernfasern des eigentlichen Wirbelkörpers und der skeletogenen Schicht finden einmal ihre Erklärung in dem symmetrischen Auftreten der beiden Bogenpaare und in dem durch ihr concentrisches Wachsthum bedingten Druck, ein Wachsthum, welches ja schliesslich zur Vereinigung der Bogen Anlass gibt (daraus erklärt sich das dorsale und ventrale Faserbündel des Wirbelkörpers von Cestracion etc.) und ferner in dem bei der Bogenbildung sich geltend machenden, zerstreuten Auftreten des

Hyalinknorpels, der durch sein Wachsthum die zwischenliegenden Zellen comprimirt (Kernfasern im Inneren des chordalen Wirbelkörpers, Kernfasern im Inneren der Neura- und Hämapophysen und der spina haemalis sowohl wie neuralis). Ist der Wachsthumsdruck gering (Familie Notidanus, Cestracion, Squalorajidae, siehe Taf. XIV die schematischen Figuren 5, 7, 8, 9, 11), so wird die elastica aus Zellen resp. aus Zellen und Intercellularsubstanz bestehen, ist derselbe bedeutend (jüngere Haie, Rochen, Holocephalen und Dipnoi, siehe Taf. XIV schem. Fig. 12, 13), so werden unter Schwund der Zellen elastische Fasern resp. Membranen auftreten, je nachdem sie von Kernfasern oder knorpligen Massen gebildet wurde, ja der übermässige Wachsthumsdruck wird ein Zersprengen (Spinaces etc.) und eine Auflösung zur Folge haben können. Was dann die die Bogen bildende, skeletogene Lage betrifft, so wird dieselbe in dem Augenblicke, wo die Knorpelinseln nicht auswachsen, oder sich einander bedeutend nähern, resp. mit einander verschmelzen, mehr oder minder ausgeprägt (Notidanidae, Holocephalen) den Character eines Faserknorpels tragen und dasselbe wird unter gleichen Verhältnissen mit dem innerhalb der elastica externa gelegenen eigentlichen Wirbelkörper der Fall sein (Holocephalen, Dipnoi, Notidanidae). Ich glaube die schematischen Figuren Taf. XIV Fig. 5, 6, 7, 8, 18, 19 illustriren den Bildungsmodus und die Umwandlung deutlich.

Es fragt sich nun aber vor allen Dingen, was ist der eigentliche Grund, dass eine bestimmte Anzahl von Zellen im Inneren der um die Chorda gelagerten Bildungsmasse des Skeletes eine eigene Entwicklung durchmacht, während sich die Umgebung zu den characteristischen Bestandtheilen der Wirbelsäule umwandelt? Ich glaube auch darauf möchte die Antwort nicht allzu schwer zu geben sein, wenn man die concurrirenden Factoren genügend in Betracht zieht und sich die Grundthatsachen der ersten Entwicklung der aus den Urwirbelplatten sich differenzirenden Bestandtheile des Achsenskeletes klar macht.

Der Grund liegt meines Erachtens in der relativ bedeutenden Masse, zu der sich in der Classe der Elasmobranchier die um die Chorda gelagerte Belegmasse binnen kurzer Frist gegenüber der der Tectobranchier, wie ich sie nennen will Ganoiden, Teleostier, Perennibranchiaten, in der gleichen Periode entwickelt. Meine eigenen in früheren Jahren angestellten Beobachtungen bei Kno-

chenfischen und Amphibien, sowie die Abbildungen namentlich von Balfour[1]) sprechen auf das Entschiedenste dafür.

Dieser Unterschied in der Massenentwicklung bedingt meiner Ansicht nach bei weiter fortschreitender Entwicklung eine besondere Anordnung der Ernährungsbahnen im weitesten Sinne des Wortes.

Ich muss dabei vorausschicken, dass ich im Folgenden von dem wohl kaum anzuzweifelnden Satze ausgehe, dass die Wachsthumsrichtung eines Organs oder Organtheiles abhängig ist von der Richtung des Ernährungsstromes (Blutstrom, Saftstrom), dass also die Wachsthumsrichtung ohne Weiteres die Hauptrichtung des ernährenden Stromes angibt.

Von diesem Satze ausgehend, glaube ich, müssen wir, entsprechend der Thatsache, dass die Chorda mit ihrer elastica ursprünglich ein einfaches expansives, excentrisches Wachsthum zu einem einfachen, immer stärker werdenden, cylindrischen Stabe zeigt, bis früher oder später die Wachsthumsgrenze erreicht wird, dass ferner die Wachsthumsrichtung der von den Urplatten herstammenden Belegmasse der Chorda vorzugsweise in dorsaler und ventraler Richtung, dabei aber gleichzeitig auch medianwärts, also schräg von aussen unten, resp. aussen oben, nach oben innen resp. nach unten innen geht, zwei Richtungen des Ernährungsstromes annehmen, von denen die eine, wie durch die schem. Fig. 1 Taf. XIV erläutert wird, der Richtung der Bogen entsprechend dorsal und ventral nach innen geht, während die andere gegen den Boden des Neural- und Haemalcanals verlaufend die Chorda und die elastica umkreist.

In dem Augenblicke nun, wo im Bereiche der Seitenfläche der Chorda (siehe die schem. Fig. 2 Taf. XIV) die Belegschicht keine besondere Stärke besitzt, werden bei der leichten Durchgängigkeit des embryonalen Zellgewebes beide Ströme in einen dorsal und ventral gerichteten zusammenfallen können, der sich erst in der Höhe der das Rückenmark und die Gefässe umgreifenden Massen der Dicke der Gewebe entsprechend in einen gegen den Boden der Canäle um die Chorda verlaufenden centralen und einen peripheren mit den Bogen ziehenden, theilt. Es wird so das Wachsthum sowohl der Chorda, als der Belegschicht kein Hinderniss erfahren. In dem Augenblicke jedoch, wo die Belegschicht sich seit-

[1]) Journal of anatomy and physiology.

lich aus irgend welchen Gründen stärker entwickelt, muss man meiner Ansicht nach, der schem. Fig. 2 Taf. XIV entsprechend, annehmen, weil die Chorda und ihre elastica gleichmässig wachsen, weil ferner bei der Differenzirung des Gewebes um die Chorda herum an allen Puncten der Oberfläche und im Inneren zunächst gleiches Wachsthum stattfindet der chordale Wirbelkörper bietet anfänglich überall die gleiche Dicke, dass getrennte Ernährungsströme oder ein von den Ernährungsströmen oder dem Ernährungsstrome der Bogen abgesonderter Strom in gleichem Abstande von der Chorda um dieselbe fliesst. Anfänglich wird dieser Strom auch die Theile am Boden des Rückenmarks- und Blutcanals versorgen und somit gleichmässig in der Entwicklung fördern können, allein, sowie das Ernährungsgebiet der beiden Stromrichtungen ein zu grosses wird, muss ein Theil der Bildungszellen unter ungünstigere Ernährungsbedingungen gestellt einen eigenen Entwicklungsgang durchmachen Kernfasern, und es muss sich vor allem zwischen den beiden Strömen eine gewissermassen neutrale Zellzone geltend machen. Diese, die sich wie aus der schem. Zeichnung 2 Taf. XIV erhellt, über die Seitenfläche des Wirbelkörpers und in der Höhe der beiden Canäle unter die Basen, der umschliessenden Bogen erstrecken muss, ist die Grundlage der elastica externa. Sie fällt weder ganz in die Ernähr- also Wachsthumsrichtung des concentrisch um die Chorda sich differenzirenden, eigentlichen Wirbelkörpers, noch in die des Bogenantheils der Belegschicht und wird somit ihren eigenen, selbstverständlich von der Umgebung beeinflussten Entwickelungsgang durchmachen. Sie wird in dem Augenblicke eine passive Rolle zu spielen anfangen, wo das Wachsthum der von den beiden Hauptströmungen abhängigen Gewebe das Eigenwachsthum der neutralen Zone übertrifft. Dann fällt sie der regressiven Metamorphose anheim, und ich nehme keinen Anstand die Umwandlung in elastisches Gewebe, die Hervorbildung des elastischen Gewebes überhaupt, als ein Resultat regressiver Metamorphose zelliger Elemente anzunehmen, wie ich das bereits bei der Schilderung der Entwicklung der membrana basilaris der Gehörschnecke seiner Zeit[1]) ausgesprochen habe.

Es fragt sich nun ferner, durch welche Thatsachen diese Annahme weiter gestützt wird und da glaube ich als wichtiges Moment den Umstand ins Feld führen zu können, dass eine elastica externa resp. dass Kernfasern innerhalb des Knorpels sich niemals dort bil-

[1]) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XVII.

den, wo vor der Differenzirung zu den verschiedenen Geweben des Achsenskeletes die aus den Urwirbelplatten stammende Belegschicht geringere Massenentwicklung zeigt. Sie fehlt den Cyclostomen, Ganoiden, Teleostiern, Perennibranchiaten und Urodelen, kommt dagegen den Elasmobranchiern ohne Ausnahme entweder als bleibende Bildung, oder mindestens für eine lange Periode ihres Lebens zu. Sie ist ferner vorhanden bei den Dipnoi und kommt mindestens zu einer bestimmten Lebensperiode als unmittelbar um den dens epistrophei oder den eigentlichen Atlaskörper gelagerte, bei den Säugethieren später sich verflüssigende Masse [1]) den höheren Wirbelthierclassen, deren vorderste Halswirbel sich besonders ausbilden, zu. Das kann auch nicht anders sein, denn hat die Belegschicht kurz nach ihrem Entstehen die Grenze überschritten, bei der die zusammenhängenden Ernährungsströme gleichmässig Bogen und Wirbelkörperantheil (s. Taf. XIV schem. Fig. 1) versorgen können, so muss eine neutrale Zone, die Grundlage der elastica, auftreten. Diese entwickelt sich dann bei den Dipnoi (Taf. XIV Fig. 18, 19) zu einer elastischen Lamelle oder wie beim Atlas und epistropheus eines Rinds-Embryo [2]) zu einer den chordalen Wirbelkörper des Atlas umgebenden, lockeren Zellschicht. Ich will dabei aber zugleich an dieser Stelle hervorheben, dass das Homologon der elastica externa auch nicht den übrigen Wirbeln der drei höheren Thierclassen fehlt, und dass ich an meinen früher geäusserten Ansichten in Betreff des chordalen Wirbelkörpers und der skeletogenen Schicht der Wirbel höherer Wirbelthiere festhalte. Sie erscheint hier als eine nur kurze Zeit bestehende und allmälig in das Gewebe der Umgebung aufgehende Knorpellage, deren Intercellularsubstanz sich in Carminammoniak stärker färbt (siehe Anatomische Studien Bd. I Taf. IV Fig. 3 u. 4) und rings um das helle Wirbelcentrum gelagert ist. In welcher Form sie schliesslich erscheint ist gleichgültig und wesentlich von dem Wachsthum der Umgebung abhängig. Sehen wir sie doch auch bei den Elasmobranchiern auf die allerverschiedenste Weise zusammengesetzt.

Die elastica externa in ihren mannigfaltigen Formen entbehrt also eines morphologischen Werthes in sofern, als ihr Vorhandensein lediglich der Ausdruck der frühzeitigen Massenentwicklung des um die Chorda und deren elastica gelagerten Gewebes ist, und es ist nicht zulässig zu sagen, dass diejenigen Thiere, welche sie besitzen,

[1] Entwicklung des atlas und epistropheus. Anatomische Studien. Bd. I.
[2]) Anatomische Studien Bd. I Taf. XXV Fig. 3 *e*, 7 *f*.

unter einander näher verwandt sind, als mit denen, denen sie fehlt, es müssten sonst die Anuren, Reptilien, Vögel, Säuger und die Dipnoi von den Elasmobranchiern hergeleitet werden. Es ist sehr wohl denkbar, dass Thiere, welche eine besondere Entwicklung der um die Rückensaite sich bildenden Massen und somit in irgend welcher Form eine elastica besitzen, von Thieren herstammen, welche wegen geringer Massenentwicklung der Belegschicht die elastica und deren Grundlage nicht haben. Ein Fingerzeig dafür liegt in dem Umstande, dass die höheren Thierclassen die Gewebszone zwischen Bogen und Wirbelkörperantheil durchgängig besitzen, während sie ihren Stammformen, die sich den Perennibranchiaten angeschlossen haben müssen, vollkommen fehlten.

Das morphologisch, stammesgeschichtlich Wichtige liegt also nicht in dem Vorhandensein der elastica, es liegt in einem früheren, in der ersten Anlage der Wirbelsäule zu Tage tretenden Stadium, der differenten Massenentwicklung der den Urwirbelplatten entstammenden Belegschicht der Chorda, die die ältesten mit einem Schädel versehenen Wirbelthiere, wie jetzt ihre Nachkommen, gezeigt haben müssen. Selbstverständlich lassen sich nur zwei von einem gemeinsamen, ich möchte sagen indifferenten Urtypus ableitbare Typen unterscheiden, von denen der eine wie es der Stammbaum (Taf. XIV Fig. 24) ausdrückt die

Elasmobranchii
(Plagiostomen, Holocephalen)

umfasst, während der andere die

Tectobranchii
(Ganoiden, Teleostier, Dipnoi, Perennibranchiaten, Pulmonaten)

in sich begreift.

Der erste Typus ist ausgezeichnet durch eine ursprünglich stark angelegte Belegschicht, während der zweite dieselbe ursprünglich in geringer Entwicklung zeigt, und das findet vor allem seinen Ausdruck in den Seitentheilen des Achsenskeletes.

Bei den Tectobranchiern wird der Mangel der durch die Belegschicht mit bedingten Festigkeit des Achsenskeletes compensirt durch eine grössere Dicke der elastica der Rückensaite (siehe schem. Figur 4 Taf. XIV), bei den Elasmobranchiern bleibt sie dagegen der stärkeren

Belegschicht halber auf einer niederen Stufe der Entwicklung. Die elastica ist bei ihnen schwach (s. schem. Fig. 15 Taf. XIV). Die Tectobranchier halte ich für den älteren Zweig am Stammbaum der Wirbelthiere, da die Chorda, das Chordaepithel und die elastica interna das Primäre, die Entwicklung der Belegschicht das Secundäre beim Aufbau des Achsenskeletes darstellt.

Letzterem Satz scheinen mir auch die paläontologischen Befunde nicht zu widersprechen. Bei gering entwickelter Belegschicht muss übrigens nothwendigerweise eine bedeutende Massenzunahme der elastica interna, also eine erhöhte Thätigkeit der Zellen des Chordaepithels, die sie absondern, stattfinden, weil abgesehen von den geringeren, durch die Belegschicht hervorgerufenen Wachsthumswiderständen die Zufuhr von Ernährmaterial durch letztere hindurch leichter möglich ist. Bei dem Mangel eigener Gefässbahnen wird die Chorda nur auf dem Wege der Endosmose durch die innere elastische Membran, also durch einen auf ihrer Oberfläche befindlichen Nahrungsstrom ernährt und dieser wird bei dünner Belegschicht, immer vorausgesetzt, dass diese, wie es in der ersten Entwicklung der Fall, aus embryonalen Zellen besteht, leichter bis zur elastica interna durchdringen. Bei stärkerer Belegschicht, wie bei den Elasmobranchiern, wird meiner Ansicht nach die Zufuhr schwieriger und es resultiren für das expansive excentrische Wachsthum der Elemente der Rückensaite selbstverständlich grössere Wachsthumswiderstände, die zunächst die elastica interna treffen.

Frägt man nun aber, was ist die eigentliche wirkende Ursache für die typischen Unterschiede in der Massenentwicklung der Belegschicht in früher Lebensperiode und bei den Stammformen, so vermag ich darauf keine Antwort zu geben. Vielleicht bringen speciell auf die embryonalen Ernährungsverhältnisse resp. auf die Entwicklung benachbarter Anlagen gerichtete, ausgedehnte Untersuchungen darüber geeignete Aufklärung.

Eine weitere nicht uninteressante Erscheinung, durch die sich die beiden Typen auszeichnen und die sich am leichtesten bei den ältesten Repräsentanten derselben, unter den Elasmobranchiern, bei den Familien Notidanus und Cestracion (Taf. XIV Fig. 7, S), unter den Tectobranchiern, bei den Ganoiden (Taf. XIV Fig. 20, 21) nachweisen lässt, besteht darin, dass bei ausgedehnter Belegschicht (Notidanus Cestracion) nicht überall dort, wo sich aus der embryonalen Zellmasse Knorpel differenzirt auch

wirklich ausschliesslich Hyalinknorpel entsteht für eine homogene Gewebsentwicklung scheint das Bildungsmaterial zu reichlich zu sein, sondern es bildet sich ein gemischter Knorpel (Knorpel und Bindegewebe in verschiedener Vertheilung), ein Faserknorpel, der meiner Ansicht nach histogenetisch unter den Hyalinknorpel zu stellen ist. Bei den Tectobranchiern (Ganoiden, Teleostier) dagegen wird da, wo sich Knorpel bildet, und das gilt vor allen Dingen von den Bogen, nur Hyalinknorpel differenzirt. Es findet überhaupt eine homogene Gewebsentwicklung statt.

Ich hebe dabei noch einmal ausdrücklich hervor, dass das Auftreten gemischten Knorpels bei den Elasmobranchiern nur eine den ältesten Formen zukommende Erscheinung ist, bei den jüngeren ist aus Gründen, die ich einstweilen nicht zu übersehen vermag, die Möglichkeit zur Hervorbringung homogener Knorpelmassen gegeben.

Weiter ist als typischer Unterschied anzugeben, dass die Festigkeit des Skeletes bei den Elasmobranchiern primär niemals durch aufgelagerte Knochen oder verkalkte Knorpel- oder Bindegewebsmassen, sondern durch Ablagerung der Kalksalze ins Innere der Knorpelzwischensubstanz zu Stande kommt (Taf. XIV Fig. 6, 8, 9, 11, 12, 13). Belegknochen sind eine Eigenthümlichkeit der Tectobranchier (Taf. XIV Fig. 17, 19, 21).

Hervorzuheben brauche ich wohl kaum, dass die Bildung einer Kiemenhöhle mit oder ohne äussere Kiemen eine durchstehende Eigenthümlichkeit bei den Tectobranchiern, dagegen eine Ausnahme bei den Elasmobranchiern (Holocephalen) ist.

Die von Dr. Strasser wieder aufgenommenen Untersuchungen über die Sinnesorgane, speciell über das Gehörorgan werden, glaube ich, ebenfalls zeigen, dass typische Unterschiede herrschen, wie sie sich ja auch unter Anderem in der integumentalen Bekleidung geltend machen. Bei dem einen Typus Stachel, bei dem anderen Plattschuppen die Regel, Stachelschuppen die Ausnahme, ferner bei dem einen Typus Entwicklung der Zähne ausschliesslich im Umkreise der Mundöffnung, bei dem anderen im ganzen Bereich der primitiven Mundhöhle und davon abhängige Bildung von Belegknochen im Umfange derselben und an der Schädelbasis. Ferner ent-

wickelte Schwimmblasen und Lungen im Tectobranchiertypus, keine oder unbedeutende Anklänge an dieselben bei den Elasmobranchiern.

Gibt man mir nun die Richtigkeit der Aufstellung dieser beiden Grundtypen zu, so leuchtet von selber ein, um wie viel wichtiger für das Verständniss der höheren Thierformen im Allgemeinen das Studium des Baues und der Entwicklung der Ganoiden, als das der Elasmobranchier ist, und dass es nothwendig ist einen Stammtypus aufzustellen, aus dem sich die beiden entwickelt haben. Ferner müssen wir dann annehmen, dass sich als selbständiger, in vielen Puncten reducirter Zweig der Urform die Marsipobranchier, die aber meiner Ansicht nach immer noch mehr nach der Seite des ältesten Hauptzweiges, der Tectobranchier neigen, entwickelt haben und daraus ergibt sich die ausserordentlich hohe morphologische und stammesgeschichtliche Bedeutung, welche in meinen Augen die Beutelkiemer besitzen, deren Studium namentlich auch in stammes- und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung wohl aufmerksamer und eifriger betrieben werden müsste, als es bisher, wenige Ausnahmen abgerechnet, im Allgemeinen der Fall gewesen ist.

Die Cyclostomen, die Elasmobranchier und die Tectobranchier sind meiner Ansicht nach ausgegangen von freilebenden, nakthäutigen, mit geschichteter Epidermis (epidermis und rete Malpighi) versehenen Fischen, deren Wirbelsäule keine Spur von Gliederung zeigend mit einer nicht eingeschnürten, von starker elastica umgebenen Chorda versehen war. Um diese lag die mässig entwickelte, den Urwirbelplatten entstammende, bindegewebige Belegschicht, welche dorsal und ventral wachsend das Neural- und Visceralrohr bildete. Dabei fanden sich gleichmässig entwickelte, mit starren bindegewebigen Flossenträgern versehene Schwanzflossen. Die Fische waren diphycerk. Der Schädel zerfiel in einen chordalen und praechordalen Antheil. Der chordale Schädel war vom Gehirn vollständig überlagert und zeigte eine hyalinknorplige pars basilaris und ein häutiges Schädeldach. Die knorplige Gehörkapsel war an der Schädelseitenfläche gegen die Schädelhöhle hin offen. Das Gehörbläschen ein einfacher geschlossener Sack mit ductus und saccus endolymphaticus, einer vorderen und hinteren Ausbuchtung (Ampulle), in jeder eine crista acustica mit membranae tectoriae und am Boden des Säckchens eine einfache macula vestibuli. Vor der Gehörkapsel ein mit dem Schädel fest verbundenes, das entwickelte Auge umschliessendes palatoquadratum (Skelet des ersten Kiemenbogens). Sieben gesonderte Kiemengänge, mit getrennten äusseren und inne-

ren Mundhöhlenöffnungen. Zwischen ihnen ventralwärts verbundene Kiemenbogen. Spritzloch (erste Kiemenspalte) hinter den Augen. Auf dem praechordalen Theil des Schädels pars ethmoidalis die paarigen, dicht zusammenstehenden Nasengruben (Riechgruben), vielleicht in einem einfachen, mit dem Rachen communicirenden und auf der dorsalen Kopffläche sich öffnenden Nasensack vor dem Gehirne verborgen. Ein Tentakelkranz am vorderen Ende der pars ethmoidalis. rings um die ventralwärts sehende, runde Mundöffnung. An der Wand der cylindrischen primitiven Mundhöhle Hornzähne und zwei obere seitliche und ein unterer seitlicher Labialknorpel. Das schlauchförmige, einkammerige Herz hinter dem Kiemenapparat. Aortenbulbus vielleicht mit mehreren Klappenreihen. Am Vorderdarm eine unbedeutende, unpaare Schwimmblasenausstülpung, Spiralklappe. Extremitäten, wenn vorhanden, ausser Verbindung mit dem Achsenskelet, mit Becken und Schultergürtel und biserialem Archipterygium.

Von einem solchen Urtypus leite ich also auch den Bau der Marsipobranchier ab. Die nur bei Petromyzon durch schwache obere und untere hyalinknorplige Bogen ausgezeichnete Wirbelsäule erhält bei gering entwickelter, bindegewebiger Belegschicht (s. schem. Fig. 4 Taf. XIV) wesentlich ihre Festigkeit durch die mässig stark entwickelte elastica interna, die eigentliche Chordascheide. Der Schädel der Myxine namentlich erscheint den besonderen Verhältnissen angepasst. besonders was die starke Entwicklung des Copulararapparates des Visceralskeletes, die mangelhafte Ausbildung der Augen und die damit theilweise zusammenhängende Reduction des palatoquadratum betrifft. während der praechordale Schädel als Stütze der primitiven Mundhöhle und vor allem des Nasengaumenganges und des Tentakelkranzes starke Entwicklung zeigt. Als Anpassung. abhängig von der Ausbildung des Saugapparates möchte auch der Mangel von Labialknorpeln anzusehen sein. Ebenso erscheinen die Kiemengänge abgeleitet und der äussere Kiemengang möchte wohl der secundären Kiemenhöhle des Amphioxus (Rolph) gleich zu erachten sein. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen werden hierüber Auskunft geben. Jedenfalls ist es mir unter anderem bei Petromyzon unzweifelhaft, dass die ungemeine Ausbildung der Labialknorpel einmal eine Ausbildung des der Myxine eigenthümlichen Copulararapparates und zweitens des Tentakelkranzes hindert, den meiner Ansicht nach die Vorfahren, wie der Amphioxus und die Myxine, besessen haben. Der nicht muskulöse Bulbus mit der einfachen Klappenreihe möchte vielleicht als eine Reduction aufzufassen sein, doch wäre es wohl

wichtig, entwicklungsgeschichtlich festzustellen, ob nicht doch die Klappenreihen aus einer einfachen Reihe ableitbar sind und ob nicht in der Mehrzahl der Fälle in Folge der Reduction des Visceralskeletes von hinten nach vorn dieselben secundär durch das bedeutende Auswachsen des Bulbus entstanden zu denken sind. Ich gestehe, mich eher der letzten Ansicht zuzuneigen, wenn es auch über jeden Zweifel erhaben ist, dass die bei den höheren Thieren sich findende, einfache Klappenreihe von dem vielreihigen Typus abzuleiten ist.

Der zweite Zweig wird dann also nach meiner Ansicht durch die Elasmobranchier repräsentirt, bei denen das Achsenskelet durch die erhebliche frühzeitige Entwicklung der Belegschicht der Chorda, weniger durch die Stärke der elastica interna ausgezeichnet ist (siehe schematische Figur 5 Taf. XIV).

Wir haben uns darunter Fische mit diphycerkem Schwanz zu denken, dessen Flosse knorplige Flossenträger zeigte. Die Chorda, wie bei den Marsipobranchiern als gleichmässiger Stab durch das Achsenskelet gehend, mit schwacher elastica wie bei Petromyzon, allein bis an das hintere Schwanzende reichend, und als erste Andeutung des Auftretens von Primärwirbeln, an der Wand des Canalis spinalis und visceralis aus der Belegmasse sich differenzirende Häm- und Neurapophysen, die jedoch nicht durchaus hyalinknorplig waren, sondern zu Faserzellen entwickelte Zellelemente umschlossen (Taf. XIV Fig. 5). In dem um die Chorda gelagerten Theil fand sich ferner im Centrum sparsame Knorpelmasse zwischen faserigem Bindegewebe und an der Peripherie der centralen Masse eine ausgedehnte, bindegewebige Lage, die elastica externa, die vielleicht gegenüber dem Perichondrium elastische Substanz hervorbildete. Der Schädel besass dann, durch das Wachsthum des Gehirnes verbreitert, einen ebenfalls breiten und ausgedehnten praechordalen Schädel (rostrum) und in Folge des Breitenwachsthums sowohl seitwärts gestellte Riechgruben, als auch in die Breite entwickelte primitive Mundhöhle und Mundhöhlenöffnung. Der Tentakelkranz fehlte, dagegen waren die 3 Labialknorpel, zugleich aber auch ein vom palatoquadratum getragener und mit den Labialknorpeln die Mundöffnung umgrenzender Unterkiefer vorhanden. Das palatoquadratum war fest mit dem Schädel verbunden. Dahinter folgten dann die ventral verbundenen, quer gegliederten Kiemenbogen, von denen der vorderste eine specielle Verbindung mit dem palatoquadratum (erster Kiemenbogen) einging. Ausser den sieben, mit getrennten äusseren und inneren Oeffnungen versehenen Kiemenspalten waren hinter den Augen grosse Spritzlöcher vorhanden. Die

Haut war wohl grösstentheils nackt, vielleicht mit Organen der Seitenlinie versehen, daneben dann Placoidstachel. Die Gehörkapsel war an der Schädelhöhlenwand offen. Der Ductus endolymphaticus mit dem Sack ragte durch das knorpelige Schädeldach bis unter die Haut. Die vordere Ampulle der Gehörblase war in eine äussere und innere getheilt, ausserdem Bogengänge (3) und Commissur entwickelt, wie sich auch die macula vestibuli in macula utriculi, sacculi und cochleae getheilt zeigte. Rings um die quere Mundöffnung Reihen von Schmelzzähnen. Die Augen ohne Nickhaut. Ausserdem war ein loser Schulter- und Beckengürtel aus Knorpel bestehend mit uniserialem Archipterygium, aber Resten der zweiten Radienreihe vorhanden.

Davon ausgehend haben wir einerseits die Plagiostomen mit gelöstem palatoquadratum, mit Placoidschuppen und bleibenden, getrennt mündenden Kiemenspalten, andererseits die Holocephalen mit Beibehaltung des festen palatoquadratum, aber mit nackter Haut und Ausbildung einer Kiemenhöhle. Letztere zeigen im Inneren der von Knorpelmassen durchsetzten Chordascheide (siehe schemat. Figur 6 Taf. XIV) die ringförmigen Bindegewebsverkalkungen, ohne dass es dadurch zu regelmässigen Einschnürungen der Chorda kommt. Die elastica externa derselben hat sich zu einer wirklichen elastischen, an den Basen der Bogen durchbrochenen Haut ausgebildet. Es findet sich aber keine Spur von dem Perichondrium entstammenden, verkalkten oder verknöcherten Belegmassen, wie es im zweiten Typus, bei den Dipnoi, der Fall ist.

Die Bogen erscheinen hier, wie bei allen der Stammform näher stehenden Thierfamilien dem Achsenskelet gleichsam aufgesetzt, und da nun bei den Holocephalen, wie bei den Familien Notidanus, Cestracion, Squatina und Squaloraja (Taf. XIV Fig. 7, 8, 9) der um die Chorda entwickelte Antheil der ursprünglichen Belegschicht, abgesehen von elastica und perichondrium allein den Achsentheil des Skeletes zusammensetzt, so betrachte ich unter den Elasmobranchiern diese Familien, bei denen die elastica externa sich in weitem Abstande von der Chordaoberfläche bildet, als die älteren. Diese Ausdehnung des chordalen Wirbelkörpers weist darauf hin, dass das von der elastica externa eingeschlossene Gewebe länger auf einer niederen Entwicklungsstufe verharrt, leichter von der Ernährungsflüssigkeit durchströmt werden kann, mit anderen Worten weit länger den

Charactereiner Bindesubstanz bewahrt, bevor es dendes Knorpels annimmt. Als jüngere, abgeleitete Formen erscheinen dann die, welche wie die eigentlichen Rajae, die Musteli, die Galeiden, Carchariden etc. bei einer wenig entwickelten um die Chorda gelagerten Wirbelkörpermasse eine elastica externa besitzen, die der Chorda näher ist, und bei denen die ausserhalb der elastica gelegene Masse der skeletogenen Schicht einen überwiegenden Antheil an dem Aufbau der Wirbelsäule bekommt.

Diese Thiere besitzen dann auch, wie wir sehen werden, ausgedehnte Verkalkungen, erscheinen ausserdem überwiegend heterocerk und ihre Wirbelsäule zeigt meistens keinen Faserknorpel oder Kernfasern, sondern stets Hyalinknorpel.

Dass die Entwicklung des centralen Doppelkegels bei den Plagiostomen, wie dessen Andeutung bei den Holocephalen ein secundärer Zustand und mit der durch die Bogen hervorgerufenen Gliederung in Zusammenhang steht, brauche ich wohl nicht erst zu erörtern, wie es hier auch nicht der Ort ist um sich ausführlich über die specielle Stammesgeschichte der Plagiostomen zu verbreiten. Die kommenden Abhandlungen werden die Darstellung derselben in ausgiebiger Weise vorbereiten. Bezüglich der Plagiostomen will ich nur bemerken, dass die histologische Structur und Ausdehnung der elastica externa unmittelbar einen Anhaltspunct für die specielle Verwandtschaft und Stellung in der Classe darbietet, da die Thiere mit zelliger elastica den ältesten Formen angehören, während die mit unterbrochener und wirklicher, elastischer Substanz versehenen jüngere Formen darstellen. Gilt dies nun auch nicht allgemein, so doch wenigstens für die zusammengehörenden Formen. Was die Verkalkung betrifft, so sind diejenigen Thiere älter, bei denen die Verkalkung von innen nach aussen fortschreitet, während diejenigen, bei denen das Umgekehrte der Fall ist, als die jüngeren anzusehen sind.

Alles dieses sind Erscheinungen, die in der Beschreibung des Baues und der Entwicklung der Wirbel der lebenden und ausgestorbenen Plagiostomen fernerhin eine grosse Rolle spielen werden.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des letzten, lebenskräftigsten und wichtigsten Zweiges, welcher bereits in paläozoischer Periode zahlreiche Repräsentanten im fossilen Zustande aufweist und

primär durch die starke Entwicklung der elastica interna, dagegen, wie bei den Marsipobranchiern, durch schwächere Ausbildung der Belegschicht im embryonalen Zustand bei allen Repräsentanten, sowie bleibend bei den ältesten Stammformen ausgezeichnet ist, so wird man sich die ältesten Repräsentanten siehe schemat. Fig. 14 Taf. XIV. die Vorläufer der zu verschiedenen Formen sich entfaltenden Knorpelganoiden folgendermassen zu denken haben.

Es waren homocerke, freilebende, mit Kiemenhöhle und ventral entfaltetem Kiemenskelet versehene Fische. Das palatoquadratum derselben war mit dem Schädel verwachsen und der dorsale Abschnitt des zweiten Kiemenbogens (hyomandibulare-symplecticum) mit demselben verbunden. Ausserdem waren diese Thiere in dem Besitz von Spritzlöchern. Der Schädel wird vielleicht auch ein knorpeliges Schädeldach, jedoch ohne Durchbohrung von Seiten des ductus endolymphaticus besessen haben. Ausserdem werden Reste von Labialknorpeln vorhanden gewesen sein, allein die beiden Riechgruben blieben der relativen Schmalheit des Schädels entsprechend mehr auf der dorsalen Seite der pars ethmoidalis und praechordalis. Vielleicht waren sie in einer gemeinsamen Vertiefung, einem Nasensack (Cephalaspidae?) gelagert. In der Cutis zeigten sich ferner discret am Rumpfe, dagegen zusammenhängend am Schädel, an den Labialknorpeln resp. an der vorhandenen mandibula Belegknochen, im übrigen jedoch aus der geschichteten Epidermis entwickelte Seitenorgane Organe des sechsten Sinnes. Der Darm war mit einer Spiralklappe versehen und am Vorderdarm fand sich eine zur Schwimmblase entwickelte Ausstülpung. Ein knorpliger Schulter- und Beckengürtel war vorhanden, ersterer aber nicht frei, sondern mittelst Belegknochen resp. mittelst eigener Masse mit dem Occipitaltheil des Schädels verbunden, ein Umstand, der darin seine Erklärung findet, dass der hinter den Kiemenspalten sich entwickelnde Aufhängetheil mit der Reduction des Kiemenskeletes von hinten nach vorn, nach vorn dem Schädel zuwandern muss. Ferner war ein vollkommenes, biseriales Archipterygium vorhanden.

Was die Wirbelsäule betrifft, so haben wir uns die Chorda als gleichmässig entwickelten, cylindrischen Strang durch das Achsenskelet gehend zu denken, mit stark entwickelter, geschichteter elastica interna (s. die schem. Fig. 14 Taf. XIV). Die um die Chorda mässig entwickelte Belegschicht der Urwirbelplatten wird bis an das äusserste Schwanzende aus Bindegewebe, vielleicht mit sparsam eingestreuten Knorpelzellen bestanden haben, während sich an der

Wand der animalen und visceralen Röhre nur aus Hyalinknorpel bestehende obere und untere Bogen in regelmässiger Segmentirung entwickelten.

Die Cephalaspidae werden diesen Fischen wohl am nächsten gestanden haben und von ihnen aus hat dann wohl die Entwicklung der Placodermi stattgehabt. Jedenfalls sind aus diesen Urknorpelganoiden drei Hauptzweige ableitbar, von denen der eine mit den Teleostiern abschliesst, während der zweite zu den Crossopterygiern, Lepidosteiden und Dipnoi führt und der dritte durch die Perennibranchiaten zu den höheren Thierformen sich entwickelt.

Der erste Zweig (siehe schem. Fig. 20, 21 Taf. XIV) zeichnet sich dadurch aus, dass die Hauptmasse der Wirbelsäule durch Knochenablagerungen (Belegknochen) von Seiten der um die Chorda gelagerten bindegewebigen Belegschicht gebildet wird, Knochenablagerungen, die entweder die differenzirten knorpligen Haem- und Neurapophysen gar nicht oder nur theilweise, oder auch ganz (Amia, Teleostei) in den Verknöcherungsprocess hineinziehen.

Der zweite Zweig (siehe schem. Figur 15, 16, 17, 18 Taf. XIV) zeigt dagegen als eine Wiederholung der bei den Elasmobranchiern vorkommenden Verhältnisse eine Umbildung des reichlicher um die Chorda entwickelten Theiles der Belegschicht zu ausgedehntem Faserknorpel resp. Hyalinknorpel und nachträglichem Auftreten von Belegknochen.

Im dritten Zweige bildet sich dann die Wirbelsäule dadurch heran (siehe schem. Fig. 22, 23 Taf. XIV, secundärer oder Intervertebralwirbel), dass die aus Hyalinknorpel bestehenden Haem- und Neurapophysen sich um die elastica interna herum differenziren, so dass also der Bildungsprocess in der primären Belegschicht der Chorda von den Bogen ausgehend, innerhalb derselben um die Chorda vorschreitet. Dabei kann die Masse der nicht zu Knorpel differenzirten Belegschicht sich zu einfachem Perichondrium oder zu Belegknochen entwickeln. Im letzteren Fall kann der Belegknochen gegenüber dem Knorpel geringer entwickelt sein oder

gar nicht mehr zur Ausbildung kommen jetzt lebende Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger, oder er übertrifft den Knorpel an Ausdehnung (Perennibranchiaten, Derotremen, Apoda und letzterer wird erst in einer continuirlichen Entwicklungsreihe allmälig mit ersterem zu gleicher Masse ausgebildet (Enaliosaurii, Ornithoscelidae, Pterodactyli?) ausgebildet.

In dem ersten Zweige, der mit den Teleostiern abschliesst, löst sich das palatoquadratum, und die Verbindung mit dem hyomandibulare-symplecticum, wird eine innigere. Es bildet sich das Kiefersuspensorium. Dabei findet eine starke Reduction des biserialen Archipterygium statt, während bei den Crossopterygiern und Dipnoern die Beibehaltung des biserialen Archipterygium, sowie die feste Verbindung des palatoquadratum mit dem Schädel und die lockere Verbindung mit dem hyomandibulare-symplecticum (columella) häufig ist. Bei dem Ganoidenteleostiertypus wird das knorplige Schädeldach allmälig nicht mehr ausgebildet, sondern bleibt häutig und wird durch die Belegknochen ersetzt, dabei bleibt die Ohrkapsel offen, während es sich im zweiten (Dipnoi) regelmässig, trotz Belegknochen erhält und die Ohrkapsel offen oder geschlossen sein kann. Bei jenen sind die Cycloidschuppen die Regel, bei diesen die Ausnahme und Schmelzschuppen vorherrschend.

In dem dritten Zweige bei den Amphibien schwinden die Integumentalbildungen der Oberfläche (Schuppen), nachdem sich die aus demselben gebildeten Belegknochen durch Vererbung fixirt haben, nur das Mundhöhlenskelet entfaltet sich mehr wie bei den anderen (Hertwig). Das palatoquadratum bleibt in Verbindung mit dem Schädel. Das hyomandibulare-symplecticum dient als Gehörknochen (columella). Die Ohrkapsel ist regelmässig geschlossen und dabei ist die Beibehaltung äusserer Kiemen in den Stammformen die Regel. Die in allen drei Zweigen beibehaltene Schwimmblase erfährt weitere Entfaltung bei den Crossopterygiern und den Perennibranchiaten. Das biseriale Archipterygium reducirt sich bei den Amphibien zu Hand- und Fussskelet. Die Klappenreihen des Herzens, sowie die Spiralklappe des Darmes werden im Dipnoertypus beibehalten, während dagegen letztere bei den Amphibien und Teleostiern schwindet und an die Stelle der Klappenreihen die einfache Klappenreihe des Conus sich ausbildet. Es würde mich hier zu weit führen auf alle diese Verhältnisse einzugehen, weil sich dazu bei

der speciellen Darstellung der einzelnen Typen Gelegenheit genug findet. Handelt es sich doch dabei um längst bekannte Sachen.

Ich will mich darauf beschränken die auf die Entwicklung und auf den Bau der Wirbelsäule sich stützende Aufstellung des Dipnoertypus und die Herleitung desselben aus den Ganoiden näher zu begründen. Ich befinde mich dabei im schönsten Einverständniss mit GÜNTHER[1]), dem wir ja mit Bezug auf die Dipnoi so ungemein viel verdanken und vermag der Forderung HUXLEY's des Nachweises eines Dipnoerschädels bei einem Crossopterygier nicht den erheblichen Werth beizulegen, den er darauf zu legen geneigt ist.

Die ausgestorbenen Crossopterygier waren jedenfalls Knorpelganoiden mit ausserordentlich entwickeltem Dermalskelet. Dass Ersteres der Fall und auch der Schädel aus Knorpel zusammengesetzt war, scheint mir aus dem Erhaltungszustande derselben hervorzugehen. Sie erscheinen sämmtlich vollständig plattgedrückt und nur durch den Zusammenhang der Schuppen und Belegknochen in ihren allgemeinen Formverhältnissen bewahrt. Keine Spur irgend welcher centralen Theile und so glaube ich, dass wenn sich sonst der Ganoidentypus in den wesentlichsten Elementen nachweisen lässt, so ist der Mangel des Nachweises eines Dipnoerschädels, der jedenfalls bei den ausgestorbenen Crossopterygiern ausfaulte, gerade weil er aus Weichtheilen, aus Knorpel bestand, wie auch der Mangel einer Cloake unerheblich.

Man könnte ja allenfalls schwanken, ob man die Dipnoi wie die Holocephalen von den Elasmobranchiern herleiten soll, ob sie nicht vielleicht in innigeren Connex mit den Amphibien zu bringen seien. Weder das eine, noch das andere ist möglich. Sie sind eine den Amphibien parallel entwickelte Form. Dafür spricht der Bau ihrer Wirbelsäule auf das deutlichste (siehe schematische Figur 19 Taf. XIV), an der, ganz abgesehen von dem Mangel einer Segmentirung zu Wirbeln, die für den Amphibientypus characteristische Differenzirung der Bogen um die Chorda vollkommen fehlt, sowie die gegenüber den Amphibien ausserordentliche Entwicklung der faserknorpligen Belegschicht des eigentlichen Wirbelkörpers und das Vorhandensein einer elastica externa. Diesen letzteren Umstand könnte man mit Fug und Recht als einen Grund für die Zusammengehörigkeit der Dipnoi und Elasmobranchier und für die Nothwendigkeit der Ableitung dieser Thiere von den Holocephalen oder den

[1]) Description of Ceratodus. Proceedings of the zoological society 1871.

Urplagiostomen ins Feld führen, allein die Massenentwicklung der aus den Urwirbelplatten stammenden Chordascheide um die Rückensaite herum findet auch bei den jetzt lebenden Crossopterygiern statt, die kaum mit den Elasmobranchiern in directen Zusammenhang zu bringen sind, will man nicht überhaupt die Urganoiden von den Vorfahren der jetzt lebenden Plagiostomen herleiten. Dagegen spricht der Umstand, dass was bei keinem Elasmobranchier der Fall ist, während es bei den Ganoiden und den zu ihnen gehörenden Thierclassen die Regel, dass sich eine vom Perichondrium der Wirbelsäule gebildete Belegschicht findet, die nicht wie die Masse, welche bei Cestracion auf der peripheren Verkalkung lagert einfach ursprünglicher Knorpel, sondern secundäre Ablagerung ist. Ferner sprechen die Integumentalknochen des Schädels, die Ausbildung der Zähne im Bereiche des Basilartheils des Schädels, die niemals bei den Elasmobranchiern stattfindet, für die Zugehörigkeit zum Ganoidentypus. Schliesslich hebe ich dann noch hervor, dass, was bei den alten Plagiostomen nie der Fall, wo Faser- oder Kernfaserknorpel vorhanden ist, die Häm- und Neurapophysen aus einem Hyalinknorpel bestehen, dass die Bogen sich mit andern Worten wie im Ganoidentypus homogen entwickeln. Das Vorhandensein einer elastica externa bezeugt ja nur, dass die primäre Entwicklung der Belegschicht eine so grosse Ausdehnung erfuhr, dass zwei Ernährungscentren mit einer zwischenliegenden neutralen Zone sich bilden mussten. In Folge dieser Massenentwicklung erscheint dann auch die elastica interna selbstverständlich wie bei den Elasmobranchiern. Weitere Gründe für die Herleitung von Ganoiden liessen sich aus der Schwimmblase entnehmen. Dass die jetzt lebenden Crossopterygier nicht in directen Zusammenhang mit den Dipnoi zu bringen sind ist nach den Untersuchungen von Gegenbaur über die Wirbelsäule des Lepidosteus[1] ohne Weiteres einleuchtend, und es lässt sich demnach auch bei ihnen kein Dipnoerschädel nachweisen. Sie sind getrennte Zweige am gemeinsamen Stamm ausgestorbener Crossopterygier, von denen, wie ich in dem Capitel über Ganoiden näher nachzuweisen im Stande sein werde vor allem Holoptychius hervorzuheben wäre. Bei Lepidosteus und Polypterus kann es wegen der schnellen Entwicklung des Knorpels um die Chorda, namentlich aber wegen der auf diesen und auf die Bogen übergreifenden Verknöcherung von Seiten des Restes der Belegschicht nicht zur blei-

[1] l. c.

benden Ausbildung von Elasticaelementen kommen. wie bei den Dipnoi. Ob aber nicht entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an jüngeren Exemplaren, als bisher Gegenstand der Forschung geworden sind, auch bei diesen Thieren die Grundlage für eine elastica, die neutrale Zellmasse, werden nachweisen können, erscheint mir wohl möglich und wäre es der Fall, dann ist noch ein weiterer wichtiger Beweis für die Zusammengehörigkeit der Crossopterygier mit den Dipnoi geliefert.

Breslau, Mai 1877.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XII.

Fig. 1. Gr. $^3/_1$. Hintere Schwanzwirbel eines Cestracion Philippi von der Seite gesehen. *a* spinae neurales, *b* Schaltstück mit oberen, *c* Neurapophysen mit unterem Nervencanal, *d* Hämapophysen.

Fig. 2. Gr. $^3/_1$. Vordere Schwanzwirbel von der Seite. *a* untere, *b* mittlere Vertiefung, *c* obere Leiste, *d* Neurapophyse, *e* Schaltstück, *f* Schaltstück der Hämapophysen.

Fig. 3. Gr. $^3/_1$. Vorderer Schwanzwirbel von der Wirbelhöhlung gesehen. *a* Feld zum Ansatz der Zwischenwirbelgewebe, *c* Neurapophyse, *b* zapfenartig vorragende Chorda.

Fig. 4. Gr. $^3/_1$. Mittlerer Querschnitt durch einen vorderen Schwanzwirbel. *a* seitliche, *b* ventrale, *c* dorsale Kalkstrahlen.

Fig. 5. Gr. $^8/_1$. Mittlerer Längsschnitt durch die hinteren Schwanzwirbel. *a* centraler Fasertheil der Chorda. *b* centraler, hyaliner Knorpelbelag des Doppelkegels, *c* Intervertebralgewebe, *d* aufgelockerter Theil der Chorda, *e* centraler Doppelkegel, *f* elastica externa, *g* skeletogene Schicht.

Fig. 6. Gr. $^8/_1$. Peripherer Querschnitt durch einen hinteren Schwanzwirbel. *a* elastica externa, *b* Fasermasse der Hämapophyse, *c* Fasermasse der Neurapophyse.

Fig. 7. Gr. $^8/_1$. Mittlerer Querschnitt durch einen hinteren Schwanzwirbel. *a* elastica externa, *b* ventrales, *c* dorsales Faserbündel der skeletogenen Schicht.

Fig. 8. Gr. $^8/_1$. Mittlerer Querschnitt durch einen vorderen Schwanzwirbel. *a* periphere Verkalkung, *b* seitliche Kalkstrahlen, *c* seitliche Nebenstrahlen, *d* seitliche elastica externa.

Fig. 9. Gr. $^{120}/_1$. Theil des Querschnitts. *a* centrale Wucherung der Knor-

pelschicht, *b* Kernfasern innerhalb derselben, *c* innere dunkle, *d* äussere, dunkelgefärbte Schicht des centralen Doppelkegels, *e* die Kalkstrahlen aussendende Lage, *f* säulenartig angeordnete Knorpelzellen des chordalen Wirbelkörpers, *g* knorpliger Theil der elastica externa, *h* Kernfasern der skeletogenen Schicht, *i* Kalkstrahl.

## Tafel XIII.

Fig. 10. Gr. $^{250}/_{1}$. Theil des Querschnitts durch den hinteren Schwanzwirbel. *a* gewucherter, die Chorda verdrängender, Centralknorpel, *b* die davon eingeschlossenen Reste der elastica interna, *c* Kernfasern der centralen Knorpellage, *d* centraler Doppelkegel, *e* erste Entstehung eines Kalkstrahles, *f* kernfaserige elastica externa, *g* Kernfasern der skeletogenen Schicht.

Fig. 11 u. 12. Natürl. Gr. Die Hautstacheln des Acrodus aus Moernsheim.

Fig. 13. Gr. $^{20}/_{1}$. Placoidschuppe von Cestracion Philippi von oben gesehen. *a* Fussplatte, *b* Stachel, *c* Knie mit der Basis des Kammes, *d* Seitenflügel.

Fig. 14. Gr. $^{20}/_{1}$. Placoidschuppe ohne Fussplatte von Acrodus falcifer.

Fig. 15. Gr. $^{20}/_{1}$. Placoidschuppe ohne Fussplatte von dem Acrodus aus Moernsheim.

Fig. 16. Gr. $^{20}/_{1}$. Querschnitt durch eine Placoidschuppe des Acrodus aus Moernsheim. *a* Fussplatte. *b* Schuppen-(Pulpa-)Höhle, *c* Dentin. *d* Schmelz.

Fig. 17. Gr. $^{2}/_{1}$. Wirbel des Acrodus falcifer von der Seite.

Fig. 18. Gr. $^{3}/_{1}$. Wirbel des Acrodus aus Moernsheim von der Seite. *a* Vertiefung, *b* Leiste.

Fig. 19. Gr. $^{4}/_{1}$. Wirbel eines Cestracion aus der mittleren Kreide (Jerusalem) von der Seite. *a* Leiste, *b* Grube der Seitenfläche. Untere Leiste theilweise abgebrochen.

Fig. 20. Gr. $^{4}/_{1}$. Derselbe Wirbel von der Höhlung gesehen.

Fig. 21. Gr. $^{8}/_{1}$. Querschliff durch einen Wirbel des Acrodus aus Moernsheim. *a* Reste des centralen Doppelkegels, *b* die die Kalkstrahlen aussendende Schicht.

Fig. 22. Gr. $^{8}/_{1}$. Längsschliff durch einen Wirbel des Acrodus aus Moernsheim. *a* die Kalkstrahlen aussendende Schicht, *b* Reste des centralen Doppelkegels, *c* amorphe Gesteinsmasse, *d* Kalkspathplatten.

Fig. 23. Querschliff durch einen anderen Wirbel des Acrodus aus Moernsheim. *a* Reste des centralen Doppelkegels, *b* Reste der peripheren Verkalkungszone der skeletogenen Schicht, *c* Kalkstrahl.

## Tafel XIV. Schematische Figuren.

### Allgemeine Farbenerklärung.

Roth punctirt. Einfach faseriges Bindegewebe.
Roth. Faserknorpel. Knorpel mit Kernfasern.
Gelb. Hyalinknorpel.
Blau. Bindegewebe.
Blaugelb. Bindegewebe mit eingesprengtem sparsamen Knorpel. Stammbaum.)

Rothgelb. Bindegewebe mit reichlichem Knorpel.
Grün. Elastisches Gewebe. Elastica interna und externa.
Schwarz. Centraler Doppelkegel oder Belegknochen.
Gelbschwarz punctirt. Centrale Verkalkungen oder Verknöcherungen.
Blauschwarz punctirt. Faserknorpel mit überwiegendem Bindegewebe.

Fig. 1. Typus mit starker elastica interna, sparsamer Belegschicht und einfacher seitlicher Ernährungsbahn.

Fig. 2. Typus mit schwacher elastica interna und reichlicher Belegschicht. Neutrale Zone zwischen den beiden Ernährungsströmen. (Grundlage der elastica externa.)

Fig. 3. Wirbelsäulendurchschnitt eines Urfisches. Schwache elastica interna, schwache Belegschicht.

Fig. 4. Wirbelsäulenquerschnitt eines Marsipobranchiers. Elastica interna mittelstark, bindegewebige Belegschicht.

Fig. 5. Wirbelsäulenquerschnitt eines Urelasmobranchiers. Schwache elastica interna, faserknorpliger chordaler Wirbelkörper umgeben von der gleichmässig gehaltenen Grundlage der elastica externa (neutrale Zone), faserknorplige, aufgesetzte und getrennte Bogen.

Fig. 6. Wirbelsäulenquerschnitt eines Holocephalen. Schwache elastica interna, faserknorpliger chordaler Wirbelkörper mit centraler Verkalkung, elastica externa, aufgesetzten faserknorpligen Bogen.

Fig. 7. Wirbelsäulenquerschnitt eines Notidanus. Faserknorpliger, chordaler Wirbelkörper, zellige elastica externa, aufgesetzte knorplige Bogen mit Kernfasern.

Fig. 8. Wirbelsäulenquerschnitt eines Cestracion. Theilweise hyalinknorpliger, theilweise mit Kernfasern und mit verkalktem Doppelkegel versehener eigentlicher Wirbelkörper, knorplige herumgehende Bogen mit Kernfasern, zellige elastica externa.

Fig. 9. Wirbelsäulenquerschnitt eines Squalorajiden. Zellige elastica um den centralen Doppelkegel, aufgesetzte Bogen.

Fig. 10. Wirbelsäulenlängsschnitt eines Cestracion zur Versinnlichung der Haupternährungsbahnen (roth).

Fig. 11. Wirbelsäulenquerschnitt eines Selachiers mit herumgehenden Bogen, aber zelliger elastica externa.

Fig. 12. Wirbelsäulenquerschnitt eines Selachiers mit continuirlicher, als elastische Platte auftretender elastica externa.

Fig. 13. Wirbelsäulenquerschnitt eines solchen mit durchbrochener, zellenloser elastica externa.

Fig. 14. Wirbelsäulenquerschnitt eines Urtectobranchiers. Mittelstarke elastica externa. Hyalinknorplige aufgesetzte Bogen in der bindegewebigen Belegschicht.

Fig. 15. Wirbelsäulenquerschnitt eines Urcrossopterygiers. Mittelstarke elastica interna und stark entwickelte Belegschicht.

Fig. 16. Wirbelsäulenquerschnitt eines Crossopterygiers mit unmittelbar um die elastica interna sich entwickelnden zusammenhängenden Bogen, die aus Hyalinknorpel bestehen.

Fig. 17. Wirbelsäulenquerschnitt eines Crossopterygiers mit Belegknochen und Verkalkung resp. Verknöcherung des Bogenantheils der Wirbelsäule (Polypterus).

Fig. 18. Wirbelsäulenquerschnitt eines Dipnoi mit stark entwickelter faserknorpliger Belegschicht um die Chorda, aufgesetzten Bogen und gleichmässig blau gehaltener neutralen Zone (elastica).

Fig. 19. Weiteres Entwicklungsstadium mit vollendeter elastica und Belegknochen.

Fig. 20. Wirbelsäulenquerschnitt eines Knorpelganoiden. Excessiv entwickelte elastica interna. Schwache Belegschicht (Bindegewebe) mit hyalinknorpligen aufgesetzten Bogen.

Fig. 21. Wirbelsäulenquerschnitt einer Amia resp. eines Teleostiers. Reducirte elastica interna. Von Belegknochen umhüllte, hyalinknorplige Bogen.

Fig. 22 u. 23. Wirbelsäulenquerschnitt eines Perennibranchiaten und Längsschnitt desselben. Vom Intervertebralraum her eindringender um die elastica interna gelegter, hyalinknorpliger Bogenantheil des Wirbelkörpers.

---

## Nachtrag.

Bei einer Durchsicht der münchener Sammlung im Herbste dieses Jahres, die mir mein verehrter College Prof. Zittel mit gewohnter Liebenswürdigkeit gestattete, fand ich unter den Bruchstücken und unbestimmten Fischüberresten eine mehrfach verletzte und unscheinbare Platte aus dem lithographischen Schiefer, bezeichnet 1875. XIV. 23, mit dem hinteren Schwanztheile eines Haies, dessen nähere Bestimmung im Augenblicke unthunlich war, weil weder die nur theilweise gut erhaltenen Wirbel, noch die Placoidschuppen irgend welche in die Augen fallenden Merkmale trugen. Auch aus der allgemeinen Form des Schwanzendes, welches stumpf abgerundet und leicht aufgebogen erscheint, lassen sich mit Bezug auf die systematische Stellung des Trägers keine sicheren Schlüsse ziehen, da ähnliche Formen sowohl in der Familie Scyllium, wie bei Cestracion vertreten sind. Die dreispitzige Form der Placoidschuppen hätte auch für einen Repräsentanten der Familie Scyllium, namentlich für Cheiloscyllium sprechen können.

Die in gewohnter Weise vorgenommene mikroskopische Analyse zweier ohne Beschädigung des Exemplares herausgenommener Wirbel zeigte nun aber mit überraschendster Klarheit, dass es sich um einen Cestracion handelt und übertrifft die Erhaltung der Gewebselemente der Wirbel dieser wichtigen Platte weit die der beiden anderen, die im Besitze der reichen münchener Sammlung sind, des Acrodus falcifer und des von mir bestimmten Exemplares aus Moerns-

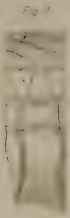
heim. Bei der Zusammenfassung dieser Arbeiten werde ich nicht verfehlen die bezüglichen Abbildungen zu geben und begnüge mich daher für diesmal mit der Hervorhebung der wichtigsten Einzelheiten.

Der centrale Doppelkegel zeigt dieselben Lagen verkalkten Knorpels mit denselben Zellformen, wie ich sie von Cestracion Philippi beschrieben habe. Vor allen Dingen wichtig und für die Bestimmung entscheidend ist jedoch das Verhalten der um den Doppelkegel gelagerten verkalkten Knorpelmassen und der davon ausgehenden Strahlen. Die Verkalkung der Zwischenzellsubstanz, die Vertheilung der Zellen oder vielmehr der Höhlen, in denen dieselben lagen, bietet genau das in Taf. XII Fig. 8 u. 9 dargestellte Bild, wie sich auch die Schichtung der Strahlen auf das deutlichste erkennen lässt. Auch die Anordnung der letzteren ist die für Cestracion characteristische. Es finden sich zwei seitliche, durch eine Furche unvollkommen getheilte Strahlen und ausserdem je einer in der dorsalen und ventralen Mittellinie des Wirbels. Der einzige Unterschied gegenüber den Schwanzwirbeln des Cestracion Philippi ist das Fehlen der Asymmetrie der seitlichen Strahlen und der Mangel der Theilung des dorsalen und ventralen Strahles, ein Verhältniss, welches auch der Moernsheimer Cestracion zeigte. Ich gebe dabei jedoch Folgendes zu bedenken. Einmal haben die Untersuchungen der hintersten Schwanzwirbel eines Cestracion gezeigt, dass diese beiden Strahlen anfänglich ungetheilt sich entwickeln und dann wäre es wohl möglich, wie bereits hervorgehoben, dass die verschiedenen jetzt lebenden Cestracionten in dieser Beziehung Unterschiede darböten und dass ferner erwachsene Exemplare von Cestracion Philippi gegen das Ende ihres Schwanzes beständig nur einen dorsalen und ventralen Wirbelstrahl beibehalten. Meine Untersuchungen erstreckten sich ja nur auf die vordersten und hintersten Schwanzwirbel.

Was die peripheren Verkalkungen, namentlich der Haem- und Neurapophysen betrifft, so liessen sich an diesem fossilen Exemplare auch davon Spuren in Gestalt durch einandergeworfener, verkalkter Knorpelplättchen nachweisen.

Die Form der Placoidschuppen stimmt am meisten mit denen des Cestracion Philippi überein.

Breslau, December 1877.



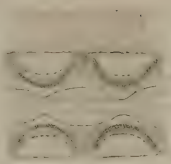


Fig 13

Fig 14

Fig 15

Fig 11.

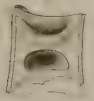
Fig 12

Fig 10

Fig 20

Fig 18

Fig 19



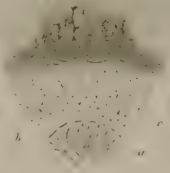




Fig 21.

Fig 16

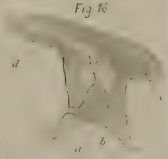



Fig 17

Fig 22

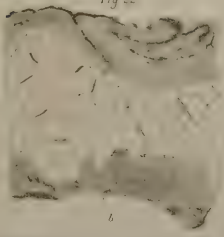
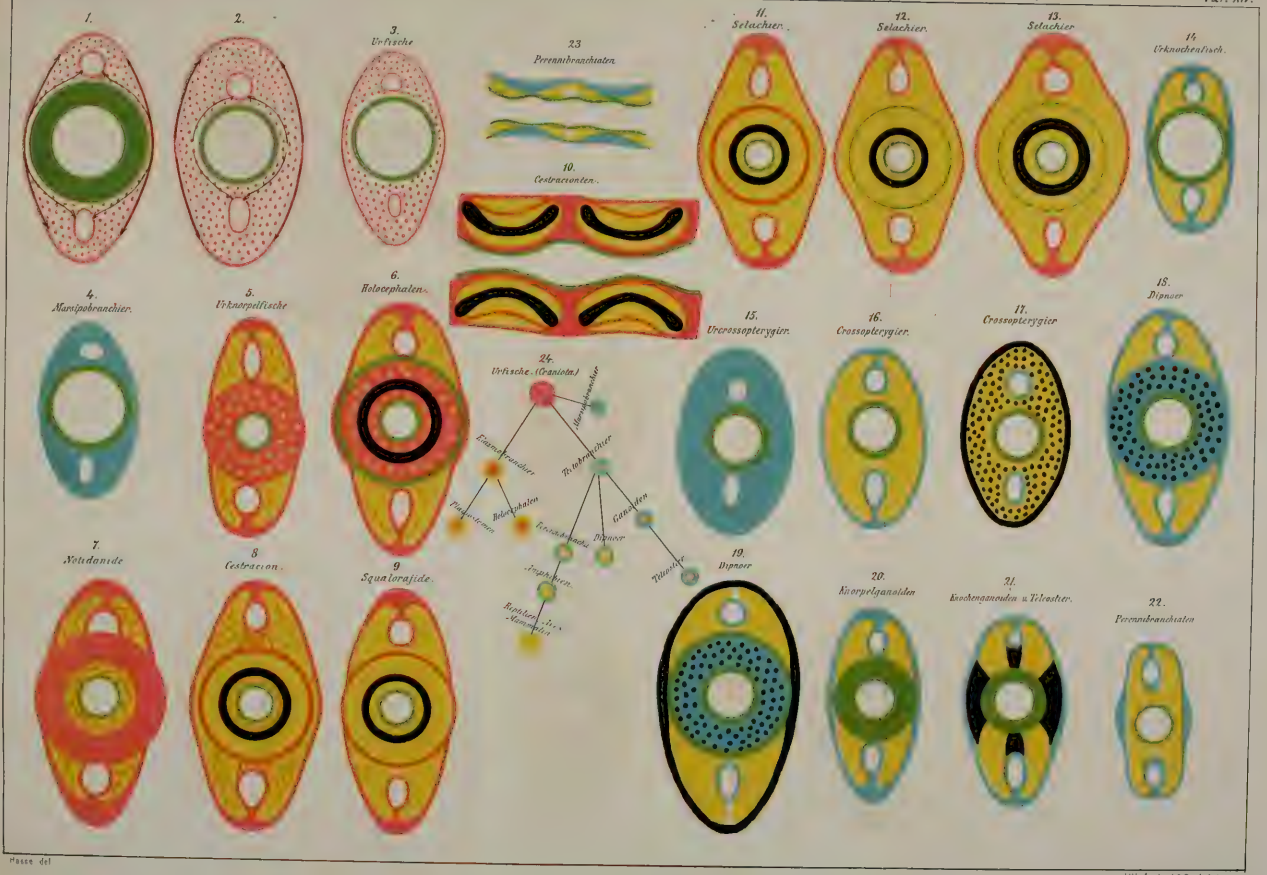



Fig 23

Lith Anst v J C B & h Leipzig




Hasse del

Lith. Anst v. J. G. Bach, Leipzig.

# Mittheilungen über Gorgonia verrucosa Pall.

Von

**G. v. Koch,**
in Darmstadt.

Mit Tafel XV.

Diese allgemein bekannte, im Mittelmeer häufig vorkommende Art ist hinsichtlich ihrer äusseren Gestalt und auch einiger anderer Eigenschaften ziemlich genau beschrieben, deshalb kann ich mich hier auf eine kurze Darstellung meiner Untersuchungen, die an einer Anzahl junger und alter, in Neapel gesammelter Exemplare, ausgeführt wurden, beschränken.

Ein ganzer Busch von Gorgonia verrucosa besteht aus dem hornartigen Achsenskelet, das von einer es umkleidenden Zelllage, dem Achsenepithel, ausgeschieden wird. Auf letzteres folgt das Cönenchym, aus dessen Ernährungsgefässen die Polypen entspringen und dieses, wie auch die letzteren, sind von einer äusseren Zelllage, dem Ectoderm, überkleidet.

## Das Achsenskelet.

Das Achsenskelet von Gorgonia verrucosa besitzt eine gelbbraune bis kastanienbraune oder selbst braunschwarze Farbe und ist äusserlich glatt mit seichten und unterbrochenen Längsfurchen. Man kann an ihm zwei verschiedene Theile unterscheiden, eine äussere dichte Hornschicht mit concentrischen Streifungen und einen centralen Strang (Achsenstrang) von schwammiger Consistenz, welcher von dünnen hornigen Querplatten durchsetzt ist. Der Achsenstrang besitzt in

allen Zweigen nahezu dieselbe Dicke und verjüngt sich nur wenig nach den Enden zu. Die Hornschicht dagegen ist an den Zweigspitzen ziemlich dünn und verdickt sich bedeutend mit der Dickenzunahme der Zweige und Aeste. An den Spitzen ganz junger Stöckchen, die in schnellem Wachsthum begriffen sind, ist die Hornschicht nur eine dünne Haut, welche die Querplättchen des Achsenstranges kaum an Dicke und Festigkeit übertrifft.

### Das Achsenepithel.

Das Achsenepithel besteht in den Endstücken der jüngsten Büsche aus cylindrischen, circa 0,03 Mm. hohen und circa 0,01 Mm. dicken Zellen mit trübem, krümeligem, durch Gold, Carmin und Hämatoxylin sich stark färbenden Inhalt, welche nur durch Behandlung mit Carmin-Essigsäure und Glycerin-Salzsäure, und auch dann nur selten deutlich, Kerne erkennen lassen. Diese Zellen sitzen mit ihrer Basis, welche in der Regel etwas heller nnd durchsichtiger ist, auf der Innenseite der Bindesubstanz des Cönenchyms auf, stehen dicht gedrängt, ohne Lücken und berühren mit ihrem freien Ende die Hornachse. — Nach den älteren Theilen der Zweige und Aeste zu wird das Epithel immer niedriger und bildet zuletzt nur noch dünne, zwischen Hornsubstanz und Bindesubstanz liegende, polyedrische Platten von körniger Structur.

Dass diese Epithelzellen das Achsenskelet ausscheiden und letzteres nicht durch Verhornung der Bindesubstanz des Cönenchyms entsteht, ist nach dieser Beobachtung wohl kaum mehr in Zweifel zu ziehen, zumal da die Bindesubstanz überhaupt gar nicht mit dem Achsenskelet in Berührung kommt.

### Das Cönenchym.

Das Cönenchym ist zusammengesetzt aus Bindegewebe und den jenes durchziehenden Ernährungscanälen. Das Bindegewebe besteht aus hyaliner Substanz, in welcher sich Zellen befinden, die in der Nähe der Oberfläche am häufigsten werden, zum Theil aber sich auch an das Achsenepithel anschliessen. Ausserdem sind auch noch Kalkkörper von verschiedener Gestalt vorhanden. In der äussersten Schicht sind dieselben senkrecht zur Achse gestellte, dicht gedrängte Keulen, welche an ihrem inneren verdünnten Ende mit Stacheln besetzt sind. Weiter nach der Achse zu liegen unregelmässig wal-

zenförmige oder kugelförmige Körper, welche mit Dornen und Auswüchsen geschmückt sind und mit ihren Längsachsen meistens der Längsachse des Zweiges parallel liegen. — Die Ernährungsgefässe laufen in der Regel parallel der Richtung der Achse, bilden häufig Anastomosen und sind mit rundlichen Zellen ausgekleidet.

### Die Polypen.

Die Polypen sind im ausgestreckten Zustand (bei in Alkohol aufbewahrten Exemplaren) etwas über 1 Mm. lang und nach dem oralen Ende zu etwas verjüngt. An der Basis ist die Polypenwand stark verdickt und geht in das Cönenchym über, mit dem sie den Besitz der keulenförmigen Kalkkörperchen theilt. — In diesen verdickten, ziemlich kegelförmigen Theil kann der Polyp sich zurückziehen und dadurch, dass dessen harte Theile in acht rundlichen Lappen angeordnet sind können sich letztere zusammenlegen und die Polypenöffnung vollständig verschliessen, so dass ein zurückgezogener Polyp nur noch als ein Wärzchen des Cönenchyms erscheint.

Die Tentakel sind wie gewöhnlich gefiedert. Schlund und Scheidewände bieten kaum Abweichungen von verwandten Formen. Nur ist zu bemerken, dass die Muskulatur der letzteren sehr entwickelt ist und deren Fasern in strahlenförmiger Ausbreitung sich bis in die unteren Hälften der Tentakel erstrecken. Die beiden Scheidewände, welche wie gewöhnlich keine Zeugungsstoffe tragen, stehen, wie mir es nach einigen Beobachtungen scheint, bei allen Polypen auf der gleichen Seite eines Zweiges. Filamente und Geschlechtsorgane sind wohl ganz wie bei anderen Octokorallen gebaut.

### Das Ectoderm.

Das Ectoderm konnte im vorliegenden Fall wohl nachgewiesen aber nicht genauer studirt werden, überhaupt sind ja Untersuchungen über Gestalt, Verrichtung etc. der einzelnen Zellen nur an lebendem Material auszuführen.

---

## Ueber die Hornachsen der Gorgonien.

Nachdem man erkannt hatte, dass die Korallen keine Pflanzen sondern Thiere seien, glaubte man die Skelete derselben als Aus-

scheidungen gleich den Schalen der Mollusken oder wohl auch als blosse Gehäuse gleich den Nestern der Wespen deuten zu müssen. Erst Ehrenberg (abgesehen von den kürzeren Mittheilungen des Réaumur, Link etc.) in seinem Korallenwerk[1]) hat das Verhältniss der Weichtheile zu den Kalk- und Hornskeleten genauer studirt und seine Ansicht darüber darzulegen versucht. Er sagt pag. 244: »Es gibt Korallenthiere die einen festen, nicht weiter organisirten Steinkern absondern, wie die rothe Koralle, C. rubrum und andere die einen festen, nicht weiter organisirten Hornkern absondern wie die Gorgonien u. s. w.« — und pag. 245: »Bei vielen achtstrahligen Thieren aber — den Isideen, Gorgonien, Pennatulinen — tritt noch eine dritte organische Thätigkeit auf, die innere Kalk- oder Hornabsonderung als todte Achsenbildung.« Und dann weiter in seinen Resultaten pag. 251: »4) Die Achse der Korallen ist der todte Fuss der Thiere, nicht ihr Mark. 5) Die concentrischen Ringe im trockenen Korallenstamm beziehen sich auf zwei Systeme des Organismus und einen Ablagerungs-Process .... 1) Verdauungshöhle mit ihrer weicheren Umgebung, 2) Geschlechtshöhle mit ihrer festeren Umgebung, 3) Kernabsonderung als Anheftungsmittel. — 6) Der feste Kern der Koralle ist kein nothwendiger Theil. Alle weichen und die meisten Steinkorallen sogar, haben keinen Kern, sondern obschon sie Kalk reichlich absondern und ein festes Steingerüst innen führen, so entsprechen doch ihre Substanzen nur den beiden äusseren Substanzen der Gorgonien-Rinde. Die Isideen haben einen Steinkern, die Gorgonien einen abgelagerten Hornkern ohne weitere Structur; jener ist dem concentrisch abgelagerten Steindeckel der einschaligen Mollusken, dieser dem concentrisch abgelagerten Horndeckel der einschaligen und dem anhaftenden Byssus der zweischaligen vergleichbar.« — Trotzdem in diesen Worten sehr klar ausgesprochen ist, dass im Gegensatz zu den Madreporenskeleten und der Kalkkörperchen der Gorgonien, welche im Bindegewebe entstehen, die festen Achsen der Oktokorallen Ausscheidungen seien, kann ich doch für diese Behauptung keinen Beweis in der Abhandlung finden und muss dieselbe deshalb als eine blosse Speculation betrachten.

Die Ansicht Ehrenberg's theilen Dana und Milne Edwards.

---

[1]) Ehrenberg, Beiträge zur Kenntniss der Korallenthiere des rothen Meeres. — Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin. 1832.

Letzterer sagt in seiner Histoire naturelle des Coralliaires [1] (die früheren Abhandlungen in den Annales des sciences naturelles. Sér 2. Tome IX u. Sér 3. X. 1838 u. 1848 kann ich wohl übergehen) unter anderem Folgendes: pag. 7: »Cette espèce d'ossification (Sclerenchym, s. oben) peut porter sur le tissu dermique ou sur le tissu épidermique; elle peut donner lieu à un simple durcissement miliaire ou à un consolidation complète et continue. Ces différences dans les parties du system tégumentaire qui forment le sclérenchyme et dans le degré de dureté auquel elles atteignent, amènent dans le polypier des modifications sur lesquelles nous reviendrons en traitant du développement des Coralliaires.

Le tissu épidermique ainsi modifié, constitue la partie exterieure du Polypier que l'on a désignée sous le nom d'exothèque. Le tissu dermique donne naissance au sclèroderme proprement dit.« — und weiter pag. 33: »Tantôt le sclérenchyme épithélique se forme à la surface basilaire du tronc des Polypes, tantôt il résulte de l'ossification des parties latérales ou des replis internes de cette même portion du corps. . . . . Dans le premier cas le sclérenchyme épidermique se compose de couches lamellaires concentriques, plus ou moins fortement unies entre elles et dont l'ensemble représente une sorte de tronc ou d'axe solide de structure feuilletée, toujours très-distinct des tissus voisins.« — Die angeführten Stellen stimmen so vollständig mit meinen an der Achse von Gorgonia verrucosa erhaltenen Resultaten, dass ich Anfangs fast glaubte, M. Edwards habe das Achsenepithel gesehen. Trotzdem konnte ich aber weder im Text, noch in den Abbildungen dafür einen Anhalt finden und muss, da diese Beobachtung allein entscheidend sein kann, auch Milne Edwards Ausführungen nur als Hypothesen ansehen.

Kurze Zeit nach dem Erscheinen der Hist. nat. d. Coralliaires begann Lacaze Duthiers seine Untersuchungen über die Edelkoralle Corallium rubrum; derselbe beschreibt in seinem Buch: Histoire naturelle du corail [2], die Entstehung des Achsenskeletes dieser Art und gibt davon auch eine Reihe von Abbildungen. Ich führe hier seine Schilderung wörtlich an: »Il suffit de prendre de très-jeunes zoanthodèmes, car très-rarement on trouve les pre-

[1] Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dèts par Milne Edwards. Tome I—III. Paris 1857—60.

[2] Paris 1864.

mières traces de l'axe dans les oozoïtes, pour rencontrer, au milieu de l'épaisseur du sarcosome, plutôt en bas qu'en haut, des noyaux de substance pierreuse qui, tout mamelonnés, rappellent, par leur forme, une agglomération de spicules. La première impression qu'on éprouve en les voyant est qu'ils sont formés des spicules réunis et agglutinés.

Si l'on multiplie les recherches de manière à voir ce que deviennent ces noyaux, on s'aperçoit bien vite qu'ils font partie, quand leur nombre et leur taille sons suffisants, d'une sorte de lamelle soudée au rocher, qui s'élève dans l'épaisseur des tissus du jeune animal.

Ces lamelles, quand elles n'ont encore que quelques fractions de millimètre d'élévation sont planes et parfaitement perpendiculaires à la surface qui les porte; mois, pour peu que leur développment augmente, leurs extrêmités s'allongent de façon à leur faire décrire une courbe ou demi-cercle, à les transformer en un fer à cheval, ordinairement plus élevé vers le milieu.

C'est là l'origine du polypier.«

Zur Stütze der im Vorstehenden ausdrücklich hervorgehobenen Behauptung, dass das Skelet (Polypier) der rothen Koralle allein aus verschmolzenen Spiculis entstehe, die in der Bindesubstanz ihren Ursprung nehmen, folgt dann pag. 185 folgende Betrachtung:

»Si l'épiderme seul, en se durcissant et se solidifiant, formait l'axe, la couche extérieure et inférieure, celle qui est accolée au rocher serait la première à paraitre, et le polypier devrait conséquemment commencer par être une lame circulaire étalée parallèlement à la surface qui lui sort de support: or rien de semblable ne se rencontre.

Il faut donc que ce soit dans l'épaisseur même des parois du corps que se forment les agglomérations de spicules, et ces agglomérations sont certainement nées dans les tissus du sarcosome, bien avant qu'il y ait la moindre trace d'adhérence; elles entrent plus tard dans la composition du polypier. Jamais on ne rencontre de lames calcaires au-dessous de l'animal, et, quand il en existe une, elle s'élève comme une muraille en se plaçant entre le cavité centrale et la surface extérieure.«

Durch die hier angeführten Beobachtungen wird dargethan, und durch Abbildungen bewiesen, dass der Polypier nicht allein aus Ectodermausscheidung entsteht, sondern, dass an dessen Bildung verschmelzende Spicula der Bindesubstanz theilnehmen: — weiter aber

auch nichts. Denn aus dem Umstand, dass in der noch schwimmenden jungen Larve schon Spicula vorhanden sind, lässt sich nicht beweisen, dass nicht beim Festsetzen derselben sich an ihrem aboralen Ende eine Ectodermausscheidung bilde. Ob diese nicht auch in anderer Form, als in der einer kreisförmigen Platte auftreten kann, lässt sich doch wohl nicht ohne weiteres behaupten und da LACAZE DUTHIERS das Verhalten des Ectoderms bei der Befestigung an den Felsen nicht genauer studirt hat, so bleibt meiner Ansicht nach immer noch die Möglichkeit offen, dass bei der Edelkoralle an der Bildung des Achsenskeletes, wenigstens in seinen ersten Anfängen, auch Ectodermausscheidungen Antheil nehmen.

KÖLLIKER gibt in seinen Icones histiologicae[1]) die eingehendste Schilderung der Polypenhartgebilde und schliesst sich in seiner Auffassung des Achsenskelets ganz an LACAZE DUTHIERS an, weshalb ich diesen Autor auch so ausführlich citirt habe. Wenn er aber pag. 147 sagt: »Unzweifelhaft bilden sich die allerersten Spuren des Skeletes im Innern des Cönenchyms (Sarcosome L. D.), allein immer auch an der Sohlenfläche[2]) der jungen Polypen, woselbst sie dann in erster Linie die Epidermis verdrängen und bis zur Unterlage sich vorschieben, wie dies auch beim Verwachsen der Aeste der Gorgonien mit netzförmiger Hornachse . . etc. der Fall ist«, — so behauptet er mehr als LACAZE DUTHIERS bewiesen hat (s. das.).

Aus eigenen Untersuchungen bringt KÖLLIKER für die Ansicht, die Skelete der Gorgoniden seien immer aus der Bindesubstanz (dem Cönenchym) entstanden, folgende Gründe vor:

1) Es gibt »Gorgonien« (Melitaeaceen und Sclerogorgiaceen), deren Achse aus Kalknadeln (die immer Producte des Bindegewebes sind) besteht, zwischen denen sich aber auch Hornsubstanz in verschiedener Mächtigkeit ausscheidet. Bei diesen kann die Hornsubstanz nur ein Product des Bindegewebes sein.

2) »Manche Arten mit einfach lamellösen oder verkalkten Achsen der Gorgoniden schliessen, wenn auch nur zufällig, im Innern

---

[1]) Icones histiologicae oder Atlas der vergleichenden Gewebelehre. Zweite Abtheilung. 1. Heft. Leipzig 1865.

[2]) Dass hier KÖLLIKER unter »Sohlenfläche« nicht die Aussenfläche des aboralen Ectoderms meinen kann, geht aus dem Zusammenhang des ganzen Satzes hervor.

vereinzelte Kalkkörper des Cönenchyms ein, was zu beweisen scheint, dass der Zusammenhang zwischen Cönenchym und Achse ein viel grösserer ist als man bisher anzunehmen geneigt war.«

3) »In der That habe ich auch nirgends als Begrenzung des Cönenchyms gegen die Achse eine Epithelschicht gefunden, wie sie doch da sein müsste, wenn die gang und gäbe Auffassung der Achsen (Ehrenberg, Milne Edwards) die richtige wäre«.

Von diesen Gründen, denen noch einige nebensächlichere beigefügt sind, ist jedenfalls der letzte der wichtigste und der allein entscheidende, da die übrigen nur aus Analogieschlüssen gezogen sind.

Da ich nun durch directe Beobachtung ein Epithel zwischen Achse und Cönenchym im Vorhergehenden bei Gorgonia verrucosa nachgewiesen habe und dieses Achsenepithel auch noch bei anderen »Gorgonien« fand, so glaube ich damit festgestellt zu haben, dass wenigstens bei einem Theile der Hornkorallen das Achsenskelet das Ausscheidungsproduct eines Epithels ist, welches mit grosser Wahrscheinlichkeit vom Ectoderm abzuleiten ist. — An diese Thatsache will ich aber keinen allgemeinen Ausspruch über die übrigen Gorgonien knüpfen (habe ich doch selbst bei Isis das Entstehen der Hornglieder aus der Bindesubstanz des Cönenchym wahrscheinlich gemacht), sondern ich werde versuchen durch vergleichende Studien des bezüglichen Materials Aufklärung über die vorliegenden Widersprüche zu erhalten und dann erst meine Meinung mittheilen.

Darmstadt, den 20. October 1877.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XV.

Fig. 1. Einzelner Polyp von Gorgonia verrucosa Pall. von einem plötzlich getödteten Zweig. Die Tentakel, welche sich nicht zurückziehen konnten zeigen sich nur wenig zusammengezogen, die Fiedern sind deutlich zu erkennen. Der durch Kalkkörperchen steife basale Theil der Polypenwand Kelch ist glockenförmig und nach der oralen Seite zu in acht rundliche Lappen getheilt, welche nach dem Zurückziehen der Tentakel die letzteren schützen. — Vergrösserung 15fach.

Fig. 2. Ein ähnlicher Polyp, aber entkalkt und in Nelkenöl betrachtet. Die Kelchwand zeigt die Lücken, welche die Kalkkörperchen zurückgelassen haben. Von den Scheidewänden sind fünf deutlich, von denen die zwei vordersten nur Filamente, die anderen auch Eier tragen. In der Mitte sieht man den optischen Durchschnitt des Magens. Vergrösserung ebenfalls 15fach.

Fig. 3. Querschliff durch einen Zweig mit einem Stück Cönenchym und einem kleinen Theil einer Polypenhöhlung. An der Achse sieht man den Markstrang und die Ansatzringe, im Cönenchym die Ernährungscanäle und die Anordnung der Kalkkörperchen. Auch das Ectoderm ist hier deutlich. Vergrösserung die gleiche.

Fig. 4. Theil der innersten Bindesubstanzlamelle zum Theil umgeschlagen. Man sieht die Zellen des Achsenepithels theils von der breiten, theils von der schmalen Seite. Die Zellen des Ernährungscanals sind undeutlich geworden. Vergrösserung 500fach.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Stück Cönenchym mit einem kleinen Theil der Achse. Die Anordnung der Kalkkörperchen ist deutlich, ebenso das Achsenepithel. Das Ectoderm ist abgerieben. Vergrösserung 100fach.

Fig. 6. Querschnitt eines entkalkten, 2 Cm. langen noch unverzweigten Stöckchens nahe bei der Spitze desselben. Die Hornachse besteht aus einem dicken Markcylinder, der von einer dünnen festeren Hornschicht überzogen ist. Die Zellen des Achsenepithels sind cylindrisch, trüb und dunkel gefärbt, an einzelnen Stellen sieht man Zellhaufen in der Bindesubstanz, die vielleicht mit dem Achsenepithel in Beziehung stehen. Die Ernährungscanäle zeigen die Entodermauskleidung. An

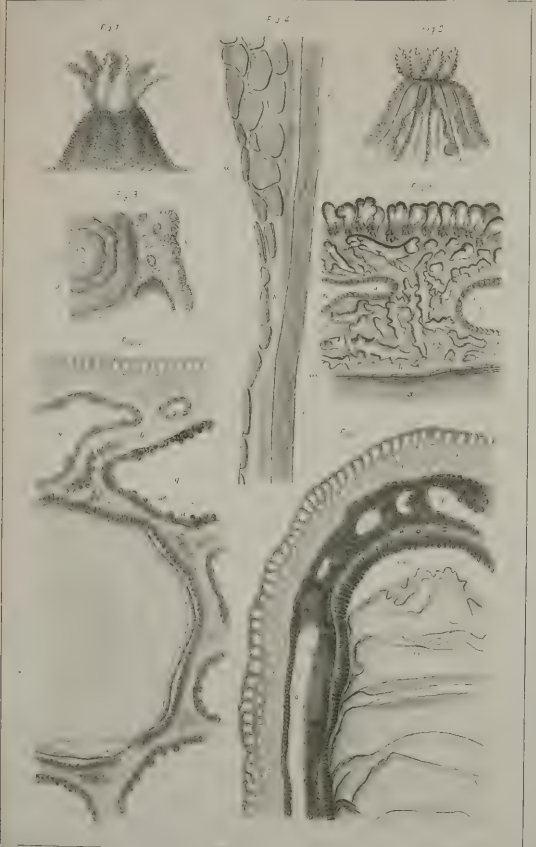
einem Stückchen der äusseren Bindesubstanz sind die, durch Druck etwas veränderten Lücken, welche die Kalkkörperchen ausfüllten, zu sehen. Vergrösserung 100 fach.

Fig. 7. Längsschnitt der Spitze eines entkalkten Stöckchens von 1,1 Cm. Länge. Die Hornachse ist noch ziemlich weich und hat sich an der Spitze vom Achsenepithel zurückgezogen. Die Querwände des Markstranges sind gut zu sehen. Das Achsenepithel und die übrigen Theile des Cönenchyms erscheinen ganz ähnlich wie in voriger Figur. Vergrösserung ebenfalls 100 fach.

Erklärung der Buchstaben.

*a* Achse (Hornskelet).
*ae* Achsenepithel.
*b* Bindesubstanz.
*e* Ectoderm.
*g* Ernährungsgefässe des Cönenchym.
*m* Markstrang der Achse.
*n* Entoderm.
*z* Zellen der Bindesubstanz.

NB. Die Zeichnungen 6 und 7 sind nach Goldpräparaten gefertigt.



Lith. Anst. F. A. Funke, Leipzig.

# Ueber die Rückbildung von Sehorganen bei den Arachniden.

Von

**Ant. Stecker,**
in Prag.

---

Mit Tafel XVI.

Seit einigen Jahren mit der anatomischen Untersuchung von Arthropoden beschäftigt, habe ich in der letzten Zeit auch eine Anzahl von Chernetiden-(Scheerenspinnen-)Exemplaren untersucht, deren Sehorgane, beziehungsweise Sehnerven in solcher Weise verkümmert und missbildet waren, dass ich mich entschloss, über diese interessante Erscheinung mit einigen Zeilen zu berichten. — Aus der erwähnten Arachnidenordnung waren es namentlich die Gattungen Chernes und Chelifer, deren Sehnerven mir in anatomischer Hinsicht interessant erschienen.

In den systematischen Tabellen wird die erstgenannte Gattung als mit keinen Augen versehen angeführt; dies ist auch ein characteristisches Kennzeichen, wodurch sie sich von allen übrigen Gattungen der beiden Scheerenspinnenfamilien (ausgenommen die ebenfalls blinde Grottengattung Blothrus) unterscheidet. Ich habe selbst in meinen früheren, systematischen Arbeiten über Scheerenspinnen diese Gattung als blind bezeichnet, habe aber jetzt die Ueberzeugung gewonnen, dass das Nichtvorhandensein von Sehorganen hier in manchen Fällen nur ein scheinbares sie.

Von der Ansicht ausgehend, dass Chernes augenlos sei, fand ich, dass bei manchen Exemplaren von Chernes cimicoides Str., einer in Böhmen häufig vorkommenden Art, der Kopfbrustschild, von oben gesehen an denjenigen Stellen, an welchen

sich bei Chelifer die zwei grossen, zusammengesetzten, mit einer einfachen Cornea ausgestatteten Augen befinden (Fig. 5 *A*), mit lichten etwas durchschimmernden Flecken versehen war. Die eigenthümliche Lage dieser lichten Stellen am Cephalothorax (Fig. 1 *a*) hatte mich früher bewogen, sie für Augen zu halten, bis ich mich vom Gegentheil überzeugte. Durch die mikroskopische Zergliederung der Kopfbrustschildpartie erwies sich nämlich, dass an dem Ganglion supraoesophageum der betreffenden Chernes-Individuen ausser den Kieferfühlernerven regelmässig entwickelte lobi optici, und, was mich noch mehr mit Staunen erfüllte, sogar deutlich ausgebildete Sehnerven vorhanden waren (Fig. 1 *cd*), die sich in eine uhrgläschenförmige Ausbuchtung des den Cephalothorax bildenden Chitinpanzers inserirten, ohne mit einem sonst für die Arthropoden characteristischen Endapparate versehen zu sein. Von aussen erschien an der Stelle, wo die den nervi optici entsprechenden Gebilde in die Bindegewebsschicht des Cephalothoraxintegumentes eintraten, der erwähnte lichte Fleck. Feine mikroskopische Schnitte zeigen, dass die chitinisirte Cuticularschicht an allen übrigen Stellen des Kopfbrustschildes mit unregelmässigen Anhäufungen einer granulären Masse versehen ist, während diese Chitinkörnchen an den lichten Stellen gänzlich fehlen und die Cuticularlamellen hier nur aus einer sehr dünnen Schicht von spindelförmigen Gebilden bestehen (Fig. 2 *a*).

Neben diesen Chernesindividuen, bei denen die Sehnerven oder vielmehr solchen morphologisch entsprechende Gebilde ohne irgend eine ersichtliche Function vorkommen, finden sich noch andere Exemplare, und zwar häufiger solche, bei denen das Ganglion supraoesophageum gar keine Sehnerven entsendet, sondern nur mit einer, manchmal kaum bemerkbaren Andeutung der Lobi optici versehen ist. Dann ist auch der lichte Augenfleck nicht mehr wahrnehmbar, sondern hat sich in seiner Structur der Cuticula des übrigen Kopfbrustschildes ähnlich ausgebildet, indem sich seine Cuticularlamellen mit dicht gehäuften Chitinkörnchen gefüllt haben. Somit findet sich hier die Reduction des Sehorgans in ihren mannigfachen Stufen und dieses scheint mir von besonderer Wichtigkeit, da wir darin den Weg erkennen können, auf welchem das allmälige Schwinden jenes Organs erfolgt ist.

Was das Vorkommen der mit den lichten Augenflecken versehenen Individuen von Chernes cimicoides betrifft, so habe ich von je 100 Exemplaren 65—70 Individuen ohne dieselben gefunden; es be-

trägt somit die Zahl der mit ihnen versehenen 30—35 Procent. Interessante Resultate über die Erblichkeit der Augenflecke hat die embryologische Untersuchung geliefert, über die ich später ausführlicher berichten will.

Wenn wir nun die Frage berücksichtigen, wie diese Erscheinung bei Chernes zu erklären sei, so müssen wir Individuen, welche durch das Fehlen einiger Elemente des Sehorgans ausgezeichnet sind, mit jenen vergleichen, denen die Sehorgane durchaus fehlen. Dass früher die jetzt unbrauchbaren nervi und lobi optici zum Sehen geeignet waren, lässt sich sowohl aus ihren Beziehungen, als auch aus dem Vergleich mit den Sehnerven von Cheiridium, Chelifer und anderen mit zwei Augen versehenen Gattungen der Chernetidenordnung erkennen; die Rückbildung derselben im Gegensatz zu den vollkommen ausgebildeten Sehorganen der Vorfahren, zwingt uns nun zur Annahme, dass dieselben mit der Zeit in Folge der Aenderung der Lebensweise dieser Thiere durch Nichtbenutzung verkümmerten.

Für das Vorhandensein der Sehorgane in irgend einer früheren Zeitperiode des Vorfahrenlebens spricht ganz besonders das von mir entdeckte sehr nahe mit Chernes verwandte Chernetidengenus Ectoceras, das mit zwei grossen Augen versehen ist. Ich habe zwar an einer anderen Stelle[1] die Vermuthung ausgesprochen, dass sich hier die Augen erst secundär entwickelt haben, dass also auch Ectocerasarten in früherer Zeit blind waren; nach meiner jetzigen Auffassung erscheint aber die Sache umgekehrt so, dass wir eher von einer Rückbildung der einstig vorhandenen Sehorgane bei Chernes sprechen müssen: bei Ectoceras wurden also die schon ursprünglich vollkommenen Sehorgane nicht rückgebildet Der Verlust des Sehvermögens erscheint bei Chernes mit der Zeit durch den beständigen Aufenthalt in dunkeln Räumen entstanden: es wird daher dieser Verlust als Folge einer allmäligen, durch eine lange Reihe von Generationen sich hinziehenden Reduction durch Nichtgebrauch anzusehen sein, die in vollständigem Erlöschen der betreffenden Organe gipfelt. Bei denjenigen Individuen, bei welchen von den Sehnerven keine Spur mehr vorhanden ist, ist diese Rückbildung vollständig, während die mit den lichten Flecken versehenen Individuen noch die Andeutung eines früheren Zustandes behalten haben, in welchem die Gattung Chernes, wie jetzt noch Ectoceras, Chelifer und andere, mit ausgebilde-

[1] Ueber neue indische Chernetiden. Sitzungsb. der Kais. Akademie der Wiss. in Wien, 1875, Bd. LXXII. T. I—IV. (Ectoceras s. pag. 1—8, T. 1—11.

ten Augen versehen war. Für das ehemalige Vorkommen von Augen bei Chernes spricht endlich noch das später zu beschreibende cyclopenartige Individuum Chernes cimicoides, das mit einem deutlichen, durch seine auffallende Lage am Cephalothorax sehr interessanten Auge versehen ist. Es liegt die Vermuthung nahe, dass, nachdem sich die Chernes in dunkle Räume zurückgezogen hatten, zuerst die Sehorgane ausser Function traten; das Auge ging in Folge dessen unter allmäliger Verminderung seines Umfanges zu Grunde. Es fand dann dem entsprechend eine Reduction der Cornea, der Pigmentschicht und der Krystallstäbchen statt, bis endlich diese Thiere jede Spur von lichtbrechenden Medien und percipirenden Apparaten verloren, und völlig erblindeten.

Dass ähnliche Rückbildungen nicht selten vorkommen, davon kann uns die Verkleinerung der Augen bei einer grossen Anzahl der Grottenthiere überzeugen. Auch hier erscheint nach Joseph[1]) die Correction des Lichtmangels aufgegeben, während ein regressives Princip gesiegt hat. In analoger Weise verkümmert erscheinen die Augen mehrerer Grottenkäfer (Trechus, Bythius und andere) bei denen die Reduction so weit geht, dass ihre einstigen »Insectenaugen« nur mehr durch einfache »Spinnenaugen« repräsentirt werden.

Auch die von Joseph untersuchte, in den unterirdischen Gewässern lebende Grottengarneele (Troglocaris Schmidii D.) ist ein prägnantes Beispiel für eine solche Rückbildung. Das Thier hat ebenso geformte Augäpfel, wie seine oberweltlichen Verwandten, aber ohne jede Spur von lichtbrechenden Medien oder nervösen Elementen. Es ist daher völlig blind. »Die Erscheinung eines Sinnesorganes in äusserer Form ohne inneren Gehalt, ohne Ausstattung mit der Möglichkeit der Ausübung, würde widersinnig sein, wenn wir nicht annehmen wollten, dass die Vorfahren dieses Thieres mit normal entwickelten Augen ausgestattet gewesen seien.«

Zu dieser Annahme drängt auch die von Joseph gemachte Entdeckung, dass der Embryo des in Rede stehenden Thieres im Ei mit vollständigen Augen versehen ist. »Die heutige Entwicklungsgeschichte jedes Individuums dieses merkwürdigen Wesens wiederholt also in Kürze und auffallend treu das Schicksal der Art in der

[1]) Dr. Gust. Joseph, Ueber das Zusammentreffen von theilweisem und gänzlichem Lichtmangel mit Lageveränderung, Verkleinerung, Verkümmerung, Vermehrung der Zahl, Verlust und Ersatz der Sehorgane. Vortrag gehalten in der Schlesischen Gesellschaft für vaterländ. Cultur, naturw. Section, am 10. November 1875.

entlegenen Vorzeit«. — Von Nyphargus stygius, einer Krebsart, welche ebenfalls blind ist, gibt es, wie Joseph gezeigt hat, Individuen, die, in dem vorderen, halbdunkeln Raum einer Grotte lebend, zwar mit deutlichen Hornfacetten, Krystallkegeln, Sehstäben und nervösen Elementen versehen waren, deren Zahl war aber sehr gering, zugleich auch die Pigmentlage sehr dürftig; bei anderen Thieren dieser Art waren die Augen zu einfachen Spinnenaugen reducirt.

Wir sehen, dass die Rückbildung, resp. mangelhafte Ausbildung des Sehorganes häufig bei solchen Thieren vorkömmt, die unter Verhältnissen existiren, welche den vollen Gebrauch des Auges beschränken, oder ganz unmöglich machen.

Gewöhnlich wird dann die mangelhafte Ausbildung des Sehorganes dadurch ersetzt, dass die Function des rückgebildeten Sinnes ein anderes Sinnesorgan, meist das des Tastsinnes übernimmt, wie dies nach Joseph's ausgezeichneten Beobachtungen [1]) bei vielen Arthropoden der Fall ist. Bei Chernes habe ich vergeblich nach einer

---

[1]) Joseph schreibt l. c. »Als letztes Aufflackern des Strebens, den Verlust des Sehvermögens zu compensiren, ist der Ersatz des Auges durch ein Tastwerkzeug zu betrachten. Bei zwei Arten von Käfern (Anophthalmus capillatus und Adelops capilliger), welche ich in der Grotte God Jama unweit der croatischen Grenze entdeckte, befindet sich an der Stelle des Kopfes, wo bei den oberweltlichen verwandten Gattungen (Catops, Colon die Augen angebracht sind, ein auf einem zarten Hügelchen befindliches, feines Tasthaar. Zu dem eigenthümlich gestalteten Innern des Hügelchens erstreckt sich ein vom oberen Schlundnervenknoten ausgehender, feiner Nerv. Statt dieses Tasthaars besitzen die Arten einer anderen, blinden Käfergattung (Amaurops) ein dickeres Taststäbchen, welches einem, mit rauher, höckeriger Oberfläche versehenen Tuberkel aufsitzt. Die von mir entdeckten Arten der Poduridengattung Anurophorus besitzen an der Stelle der Augen ebenfalls Tasthaare. Endlich hat bei einem, der Tiefseefauna angehörigen, blinden Krebse die Stelle der fehlenden Augen ein drittes Fühlerpaar eingenommen.« — »Dieses Eintreten eines Tastnerven, als Ersatz des Sehnerven dürfte nun andeuten, dass der Sehnerv bei niederen Thieren ursprünglich kein eigenartiger sensorischer Nerv in der strengen Bedeutung ist, wie er bei Wirbelthieren (das Lanzettfischchen ausgenommen) erscheint. Ursprünglich nichts anderes als ein sensibler Nerv hat er sich mit gleichzeitig allmäliger Ausbildung eines, vom Lichte afficirbaren Endapparates zu einem sensorischen Nerven umgebildet. Deshalb kann es nicht seltsam erscheinen, dass bei Untergang des Endapparates durch Nichtgebrauch und Schwund des Sehnerven, ein Zweig des Sinnesnerven der allgemeinsten Verbreitung, welcher den Tast- und Temperatursinn vermittelt, mit einem passenden Endapparate Ersatz leistet. Irrthümlich ist es aber anzunehmen, dass die sensiblen Nerven der Körperbedeckung zur Lichtempfindung ausreichen«.

derartigen Compensation des Sehorganes durch Ausbildung eines Tastwerkzeuges gesucht, die Cuticularschicht, welche die Stelle des Auges überzieht, ist feinnarbig, ohne alle auf Taststäbchen oder Tasthaare hindeutende Bildungen. Es ist trotzdem immerhin möglich, ja sogar wahrscheinlich, dass auch Individuen von Chernes existiren, bei denen der ursprüngliche Sehnerv durch einen Tastnerv ersetzt erscheint, da der Fortbestand eines Organs ohne Function ätiologisch unerklärlich wäre, und die von mir beobachteten Sehnerven sich nicht nur in der Bindegewebsschicht des Integumentes an der lichten Stelle vielfach verästeln (Fig. 2*d*), sondern auch constant in diesem Zustande vererbt werden.

Mit Bezug auf den letzteren Umstand habe ich in mindestens 50 Fällen, die ich untersuchte, gefunden, dass wenn die Begattung zwischen zwei Individuen stattfindet, welche beide den lichten Augenfleck und rückgebildete Sehnerven besitzen, die directen Nachkommen derselben durchgehends dasselbe Merkmal tragen. Wenn dagegen der Begattungsact von Individuen vorgenommen wurde, von denen das eine (Männchen oder Weibchen) ohne den Augenfleck war, so haben die ausgeschlüpften Jungen nie den Augenfleck geerbt; höchstens war bei ihnen nur eine schwache Andeutung der lobi optici zu bemerken. Es ergibt sich daraus, dass diejenigen Chernesindividuen, von deren Ganglion supraoesophageum Sehnerven abzweigen, und die mit den entsprechenden lichten Augenflecken versehen sind, eine für sich abgeschlossene Generation bilden, dass also diese Eigenschaft nicht als eine atavistische Eigenthümlichkeit einzelner Individuen anzusehen ist. Zugleich liegt aber, in Folge der constanten Vererbung der an den lichten Stellen vielfach verästelten Sehnerven, die Vermuthung nahe, dass die Chitinhaut hier eine andere Function übernommen hat (welcher Art diese Function sein kann, weiss ich nicht anzugeben; sie könnte aber nur zur Perception der Tast- oder Gehör-Empfindungen dienen, da ich die Geruchsorgane bei allen Chernetiden in kammartig aufgereihten Büscheln auf den Kieferfühlern nachgewiesen habe[1]).

Ausser den Rückbildungszuständen findet man bei den Chernetiden

[1] s. »Ueber neue indische Chernetiden« a. a. O.; »Ueber eine neue Arachnidengattung aus der Abtheilung der Arthrogastren« (Sitzungsber. der königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften 1875, 6. Heft, in engl. Uebersetzung in den Ann. and Mag. of Nat. History 1876, pag. 234; Anatomisches und Histiologisches über Gibocellum Archiv für Naturgeschichte, 1876, pag. 293).

auch Missbildungen der Sehorgane. Trotz ihres häufigen Vorkommens können sie aber in keinen Zusammenhang mit den mangelhaften Ausbildungen der Sehapparate gebracht werden, da sie nicht constant auftreten, sondern vielmehr dem zufälligen Einwirken verschiedener Einflüsse ihre Entstehung verdanken. Diese Vorkommnisse bilden einen neuen Beleg für die bekannte Thatsache der grossen Variabilität rudimentärer Organe.

Die interessanteste Missbildung habe ich an einem vor zwei Jahren im Riesengebirge gefundenen Exemplare von Chernes cimicoides beobachtet. Dieses Thier, obwohl einer blinden Gattung angehörig, trug vorn am Cephalothorax ein winziges Auge. Dasselbe war genau in der Mittellinie des Kopfbrustschildes gelegen, und verdient somit den Namen eines »Cyclopenauges« (Fig. 3). Bezüglich seiner Structur war es ganz regelmässig entwickelt; es besass eine Schicht von Krystallstäbchen, welchen eine linsenförmig gewölbte Cornea aufsass. Auch enthielt es eine ziemlich stark entwickelte Pigmentschicht von brauner Farbe, während dieselbe bei anderen Individuen mehr ins Bläuliche übergeht. Dadurch hatte das kleine Auge ein besonders zierliches Aussehen; die Abbildung Fig. 4. zeigt dasselbe von oben, wobei an dem unteren Rande der Hornhaut die sechseckigen Pigmentfelder, als Begrenzungen der einzelnen Krystallstäbchen sichtbar sind. Von besonderem Interesse ist auch die Beschaffenheit und der Verlauf der beiden Sehnerven; diese entsprangen aus dem oberen Schlundganglion, und zwar an derselben Stelle, an der sich bei Chelifer dieselben Nerven aus den beiden Gehirnhälften abzweigen; dann biegen sie sich in einer schwachen Bogenlinie nach oben, und verlaufen schliesslich parallel, um sich an der Zusammensetzung des percipirenden Apparates, der Krystallstäbchenschicht, zu betheiligen (Fig. 3). Die Zahl der Krystallstäbchen ergab sich als eine beträchtlich grosse, worin eine Art von Compensation für die verloren gegangene Duplicität des Sehorgans gesehen werden könnte, wenn die ganze Erscheinung nicht einfacher aus einer Concrescenz zweier bei den Vorfahren getrennt bestehender Augen abzuleiten wäre.

Es ist möglich, dass solche Individuen bei dieser Gattung in grösserer Zahl vorkommen; immer aber werden diese Fälle nur als Missbildungen zu betrachten sein.

Auch die zweiäugige Gattung Chelifer weist einige interessante Difformitäten auf. Ich fand nämlich Exemplare von Chelifer ixoides Hahn, bei denen das Sehorgan und der demselben ent-

sprechende Nerv auf einer Seite des Körpers ganz regelmässig entwickelt war (Fig. 5 *A* und Fig. 5 *B*), während die andere Seite des Cephalothorax anstatt eines Auges nur einen häutigen, dem lichten Augenflecke von Chernes ziemlich entsprechenden, aber diaphanen Fleck trug. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigte sich der Nervus opticus vollkommen ausgebildet, und alle Bestandtheile der Endorgane (z. B. die Krystallstäbchen) unverändert vorhanden, nur die Cornea erschien wie eingeschrumpft. Ob dadurch das Sehvermögen des Thieres behindert wurde, muss unentschieden bleiben. Ich glaube, dass sich auch dieses Auge zuerst ganz regelmässig entwickelt hatte, dass aber in einem ziemlich vorgerückten Entwicklungsstadium in Folge eines äusseren, nicht leicht zu bestimmenden Impulses die Missbildung eintrat. Dass dieselbe bereits ein vorgerücktes Stadium betroffen haben musste, stellt sich aus dem Verhalten der Cornea heraus.

Eine andere Missbildung fand ich bei Chelifer ixoides in der Form, dass zwar beide Augen entwickelt, aber in ihrer Grösse so reducirt waren, dass sie kaum bemerkbar erschienen; auch die Krystallstäbchen und die Hornhaut litten bei diesen Thieren an einem wesentlichen Mangel regelmässiger Ausbildung, und das Gleiche betraf auch die Pigmentschicht, welche von einer Reduction betroffen schien.

Manche andere in einem deformen Verlaufe der Sehnerven, in Verkümmerungen der lobi optici, und anderweitig sich darstellende Missbildungen will ich hier nicht ausführlicher beschreiben; im Ganzen kommen solche Verkümmerungen und Missbildungen bei den Arthropoden vielfach vor.

Prag, den 5. Februar 1877.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XVI.

Figur 1—4 Chernes cimicoides Stk.

Fig. 1. Der aus dem Ganglion supraoesophageum entspringende Sehnerv. *a.* der lichte Augenfleck; *b.* die granulöse Cuticularschicht; c. die Nervenfaden; *d.* lobus opticus der linken Gehirnhälfte (vergrössert.

Fig. 2. Das Integument der lichten Stelle am Cephalothorax mässig stark vergrössert. *a.* Cuticularschicht; *b.* chitinogene Matrix (Hypodermis.); *c.* Bindegewebsschicht; *d.* Nervenfaden.

Fig. 3. Kopfbrustschild des cyclopenartig missgebildeten Individuums, geöffnet, um das eigenthümliche Nervensystem anschaulich zu machen. *a.* Auge; *b.* lobi optici; *c.* Gehirnganglion; *d.* Ganglion supraoesophageum; *e* Kolbenborstchen. (Vergrössert.)

Fig. 4. Das Auge von demselben Thiere, en face. An dem unteren Rande der Hornhaut die sechseckigen Pigmentfelder. (Mässig stark vergrössert.)

Fig 5. Chelifer ixoides Hahn.

Fig. 5 *A*. Das Auge und der Sehnerv. *a.* das Auge; *b.* Integument des Kopfbrustschildes; *c.* Krystallstäbchen; *e.* Nervenfaden; *e.* Kolbenborstchen. (Vergrössert.)

Fig. 5 *B*. Einzelne Krystallstäbchen, um die Pigmentschicht (*a*) deutlich zu machen. (Stark vergrössert.)

# Beiträge zur Osteologie des Gorilla.

Von

**Prof. Dr. Chr. Aeby,**

in Bern.

Mit 5 Holzschnitten.

Wie man sich auch zur Frage von der näheren oder ferneren Verwandtschaft zwischen Gorilla und Menschen stellen mag, die Nothwendigkeit oder wenigstens die Wünschbarkeit einer weiteren sorgfältigen Vergleichung beider Organismen wird kaum von jemand in Abrede gestellt werden können. Manche Beziehungen sind ja erst in allgemeinen Umrissen entworfen oder selbst noch gar nicht in Angriff genommen. Es gilt dies nicht allein für die Weichtheile, welche zur Zeit nur eine besondere Gunst des Schicksals in die Hand des Forschers liefert; auch das Skelet darf trotz der verhältnissmässig zahlreich vorliegenden Exemplare nichts weniger als bereits völlig durchgearbeitet angesehen werden. Der Ankauf eines vortrefflich erhaltenen völlig ausgewachsenen männlichen Exemplars für die hiesige anatomische Sammlung bietet mir die erwünschte Gelegenheit, einige bisher nur unvollkommen erörterte Puncte zur Sprache zu bringen. Sie betreffen die Wirbelsäule und die Extremitäten.

## 1. Wirbelsäule.

Für die Wirbelsäule des erwachsenen Menschen ist bekanntlich die Art ihrer Krümmung von typischem Werthe. Wie verhält es sich in dieser Hinsicht bei den Arthropomorphen? Den vorliegenden Zeugnissen zufolge sind die Ansichten getheilt. Nach Owen [1] bil-

[1] R. Owen, On the anatomy of vertebrates. London, 1866. Vol. II. p. 525.

Fig. 1

Fig. 5

Fig. 4

Fig. 3

Fig. 2

Verlag v. W. Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

det beim Gorilla die ganze Reihe wahrer Wirbel einen einzigen flachen, nach vorn concaven Bogen, namentlich in der Rückengegend. Nach Huxley[1]) dagegen gilt solches nur für den Orang, während beim Schimpanse und mehr noch beim Gorilla denen des erwachsenen Menschen ähnliche Biegungen auftreten. Er beruft sich dabei ausdrücklich auf den Befund an jungen in den Bändern erhaltenen Skeleten, freilich mit der Bemerkung, dass die Frage nach der Krümmung der Wirbelsäule bei den Affen noch weiterer Untersuchung bedürfe. Es ist in der That kaum denkbar, dass der Widerspruch in den Angaben der beiden englischen Forscher in allfälligen Altersverschiedenheiten begründet sei. Zudem stellte Huxley in seinem später erschienenen Handbuche[2]) den erwähnten Satz so allgemein und ohne alle Einschränkung hin, dass an die Möglichkeit, ihn mit der Angabe von Owen in Einklang zu bringen, nicht zu denken ist. Einer von beiden muss daher im Unrechte sein, aber welcher? Eine directe Antwort setzt den seltenen Besitz einer frischen oder in unzweifelhaft ursprünglichem Zustande erhaltenen Wirbelsäule voraus, eine indirecte lässt sich an jedem einigermaassen wohl erhaltenen Skelete aus der Beschaffenheit der Wirbelkörper ableiten. Trachten wir darnach, die letztere zu gewinnen.

Die Krümmungen der menschlichen Wirbelsäule sind bekanntlich zunächst nur die Folge ihrer elastischen Biegsamkeit bei Belastung. Sie führen aber im Verlaufe der Zeit zu einer bleibenden Umformung der Wirbelkörper und zwar, wie ich bereits an einem andern Orte[3]) durch Messung nachgewiesen, im Sinne einer keilförmigen Verjüngung nach der concaven Seite hin. Der Vorgang ist ein mechanischer und es unterliegt sicher keinem Zweifel, dass die ihn bedingenden allgemeinen Gesetze nicht allein für die menschliche, sondern überhaupt für jede Wirbelsäule in Kraft treten. Darauf gestützt behaupte ich, dass auch bei derjenigen des Gorilla die Form ihrer Körper einen Rückschluss darauf gestatten müsse, ob, und wenn ja, in welchem Sinne sie gebogen war. Ich habe die bezüglichen Messungen an allen Wirbeln, mit Ausnahme der beiden obersten, welche der Eigenartigkeit ihrer Form wegen, sowie der Kreuz- und Steissbeinwirbel, die hier überhaupt nicht in Betracht

---

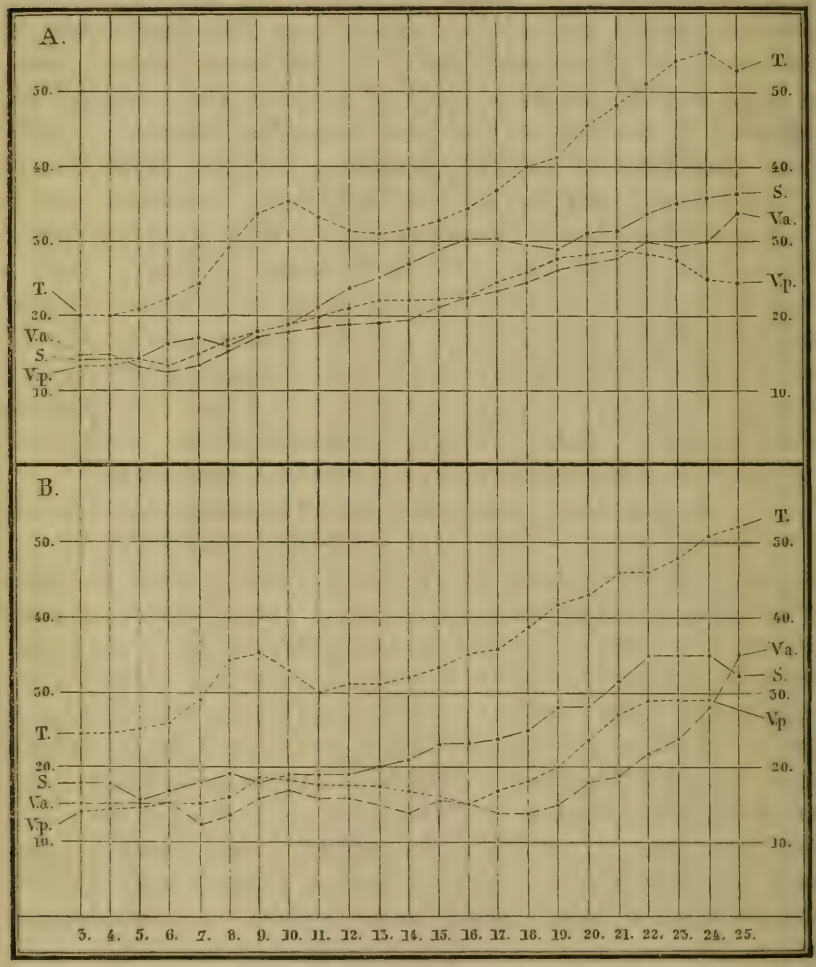
[1]) Thomas Henry Huxley, Evidence as to man's place in nature. Edinburgh, 1863. pag. 74.

[2]) T. H. Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere (Uebersetzt von Dr. F. Ratzel). Breslau, 1873. pag. 399.

[3]) Aeby, Der Bau des menschlichen Körpers. Leipzig, 1871. pag. 131.

kommen, mit möglichster Sorgfalt vorgenommen. Ich stelle zunächst die Ergebnisse in Mm. mit denen des Menschen übersichtlich zusammen und füge auch gleich den sagittalen und transversalen Durchmesser der oberen Endfläche eines jeden Wirbelkörpers bei. Jener

Fig. 1.




Curventafel für die absolute Grösse der Wirbelkörper, *A* des Menschen, *B* des Gorilla. *Va*, vorderer, *Vp*, hinterer Vertikaldurchmesser. *S*, Sagittal-, *T*, Transversaldurchmesser der oberen Endfläche. Die vertikale Zahlenreihe bezieht sich auf Mm., die horizontale auf die gemessenen Wirbel in absteigender Reihenfolge.

entspricht gleich dem vertikalen der Medianebene, dieser der Stelle der grössten Breite[1]).

[1]) Die Zahlen für den Menschen sind das Mittel aus Messungen an etwa

## Absolute Grösse der Wirbelkörper in Mm.

| Nummerzahl d. Wirbel in natürlicher absteigender Reihenfolge. | A. Mensch. | | | | B. Gorilla. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Vordere Höhe. | Hintere Höhe. | Oberer Sagittaldurchmesser. | Oberer Transversaldurchmesser. | Vordere Höhe | Hintere Höhe. | Oberer Sagittaldurchmesser. | Oberer Transversaldurchmesser. |
| 3. | 14,7 | 13,0 | 13,8 | 20,0 | 15 | 14 | 18 | 24,5 |
| 4. | 14,7 | 13,3 | 13,8 | 20,0 | 15 | 14,5 | 18 | 24,5 |
| 5. | 13,4 | 14,3 | 14,0 | 20,8 | 15 | 14,5 | 15,5 | 25 |
| 6. | 12,5 | 13,3 | 16,1 | 22,5 | 15 | 15 | 17 | 26 |
| 7. | 13,1 | 15,0 | 17,0 | 24,4 | 12 | 15 | 18 | 29 |
| 8. | 15,2 | 16,6 | 16,2 | 29,3 | 13,5 | 16 | 19 | 34 |
| 9. | 17,0 | 18,0 | 17,8 | 33,6 | 16 | 18,5 | 18 | 35 |
| 10. | 17,8 | 18,8 | 19,1 | 35,2 | 17 | 18,5 | 19 | 33 |
| 11. | 18,4 | 19,3 | 21,0 | 33,0 | 16 | 17,5 | 19 | 30 |
| 12. | 18,8 | 20,0 | 23,6 | 31,4 | 16 | 17,5 | 19 | 31 |
| 13. | 19,0 | 21,0 | 25,0 | 31,0 | 15 | 17,5 | 20 | 31 |
| 14. | 19,5 | 22,0 | 27,0 | 31,5 | 14 | 17 | 21 | 32 |
| 15. | 21,1 | 22,2 | 29,0 | 32,7 | 15,5 | 16 | 23 | 33 |
| 16. | 22,3 | 22,3 | 30,1 | 34,5 | 15 | 15 | 23 | 35 |
| 17. | 23,2 | 24,4 | 30,1 | 37,0 | 14 | 17 | 24 | 36 |
| 18. | 24,5 | 25,6 | 29,5 | 40,0 | 14 | 18 | 25 | 39 |
| 19. | 26,3 | 27,8 | 29,0 | 41,2 | 15 | 20 | 28 | 42 |
| 20. | 27,0 | 28,0 | 31,0 | 45,3 | 18 | 23,5 | 28 | 43 |
| 21. | 27,5 | 28,8 | 31,3 | 48,4 | 19 | 27 | 31,5 | 46 |
| 22. | 29,8 | 28,2 | 33,6 | 51,0 | 22 | 29 | 35 | 46 |
| 23. | 29,3 | 27,5 | 35,0 | 54,4 | 24 | 29 | 35 | 48 |
| 24. | 30,0 | 24,8 | 35,7 | 55,2 | 28 | 29 | 35 | 51 |
| 25. | 33,8 | 24,4 | 36,2 | 52,8 | 35 | ? | 32 | 52 |

Die Höhenunterschiede der Wirbelkörper beim Menschen und beim Gorilla, wie sie in diesen Zahlen und noch augenfälliger in der darnach gebildeten Curventafel zu Tage treten, sind so beträchtlich und zudem so characteristisch, dass sich ihr Werth sofort als ein typischer kennzeichnet.

Beim Menschen reicht die keilförmige Verjüngung nach vorn

---

20 erwachsenen Individuen. Es sind dieselben, welche, ohne wirklich aufgeführt zu sein, der Darstellung dieser Verhältnisse in meinem Lehrbuche p. 130 und 131) zu Grunde liegen.

vom 5. bis zum 21., beim Gorilla dagegen vom 6. bis zum 24. Wirbel, das heisst also dort ungefähr von der Mitte des Halses zur Mitte der Lende, hier dagegen bis zum unteren Ende der Lende. Die untersten wahren Wirbel bewahren daher in voller Schärfe den Character ihrer höheren Genossen, während dieser beim Menschen gerade in das Gegentheil umschlägt. Die Unterschiede sind zu gross, als dass von einem blos individuellen Zufalle die Rede sein könnte oder dass ein Ausgleich von Seiten der Zwischenbänder zu erwarten wäre. Sie beweisen für den Gorilla mit der Gleichartigkeit der Keilform bis zum Kreuzbein hin auch die Gleichartigkeit der Krümmung, wie für den Menschen mit der Umkehr der ersteren auch eine Umkehr der letzteren. Es fehlt also mit anderen Worten dem Gorilla die characteristische Lendenkrümmung des Menschen vollständig. Seine Wirbelsäule erreicht, wie Owen angegeben, in ununterbrochenem, nach vorn concaven Bogen das Kreuzbein und Huxley ist sicher im Unrecht wenn er ihr eine mehr menschenähnliche Krümmung zuschreibt. Das Gesagte findet übrigens auch in der Bildung der Gelenkfortsätze seine volle Bestätigung. Sie passen beim Gorilla nur im nach vorn concaven, beim Menschen im nach vorn convexen Lendenbogen auf einander. Jede andere Anordnung hebt die gegenseitige Harmonie vollständig auf.

Es ist wohl nur ein Spiel des Zufalls, dass bei Mensch und Gorilla gerade der 16. Wirbel der ganzen Reihe oder der 9. des Brustabschnittes der Keilform entbehrt. Immerhin spricht daraus die Neigung, in einem bestimmten eng begrenzten Bezirke die beiden Höhendurchmesser in's Gleichgewicht zu bringen. Auch liegt für beide Wirbelsäulen an dieser Stelle insofern ein Wendepunct, als von hier aus die nach vorn verjüngte Keilform beim Menschen gegen früher abgeschwächt, beim Gorilla dagegen wesentlich verstärkt wiederkehrt.

Die aus den mitgetheilten Thatsachen gezogenen Schlüsse scheinen mir unanfechtbar zu sein. Nichtsdestoweniger habe ich mich nach weiteren Beweisen für deren Richtigkeit umgesehen. Ich finde sie in dem Verhalten der Affen überhaupt. Es genügt, den Vertikaldurchmesser der 6 oder 7 letzten wahren Wirbel für einige derselben anzuführen, da ja typische Formverschiedenheiten nur in deren Bereich zu erwarten sind. Die Zahlen entsprechen wiederum den absoluten Werthen in Mm.

| | Hylobates syndactylus. Höhe des Wirbelkörpers. | | Hylobates lar. Höhe des Wirbelkörpers. | | Papio sphinx. juv. Höhe des Wirbelkörpers. | | Macacus nemestrinus. Höhe des Wirbelkörpers. | | Cercopithecus spec. Höhe des Wirbelkörpers. | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Vorn | Hinten | Vorn | Hinten | Vorn | Hinten | Vorn | Hinten | Vorn | Hinten |
| 7. letzter wahrer Wirbel. | — | — | — | — | 12,4 | 14 | 15 | 17 | 9 | 12 |
| 6. - - - | 14 | 15 | 12 | 12 | 14,4 | 15,6 | 16 | 18 | 10 | 13 |
| 5. - - - | 16 | 18 | 13 | 15 | 16,5 | 17 | 17 | 20 | 12 | 14 |
| 4. - - - | 17 | 18 | 13 | 15 | 18 | 18 | 19 | 21 | 13 | 15 |
| 3. - - - | 17,5 | 18 | 14 | 15 | 20 | 20 | 23 | 23 | 13 | 15 |
| 2. - - - | 18 | 18 | 13,5 | 14,5 | 20 | 19 | 22 | 22 | 13 | 15 |
| Letzter wahrer Wirbel. | 18 | 17,5 | 13 | 13 | 18 | 14 | 22 | 19 | 13 | 13 |

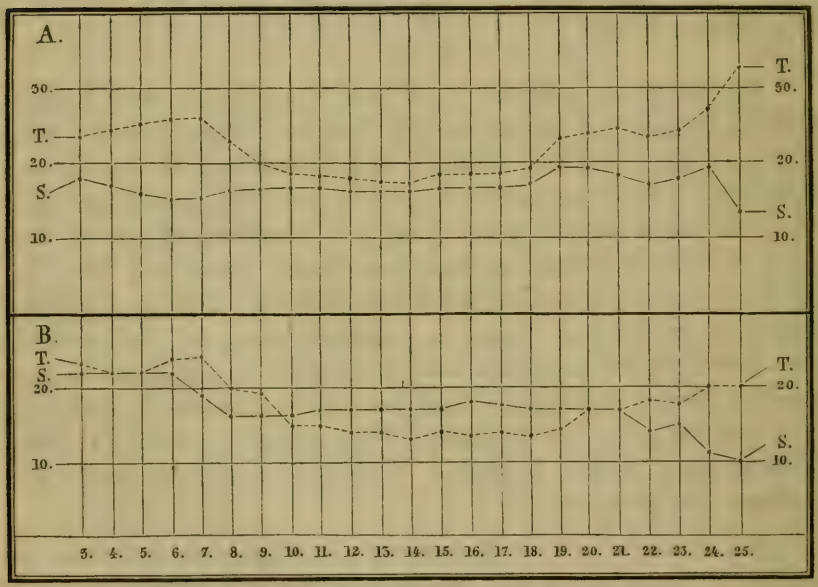
Keinem dieser Affen ist noch von irgendjemand eine Lendenkrümmung nach Art derjenigen des Menschen zugesprochen worden und doch stehen sie dem letzteren in der Gestaltung der bezüglichen Wirbelkörper näher als der Gorilla. Die vordere Höhe kömmt der hinteren nicht allein vielfach gleich, sie geht derselben im letzten Wirbel von Papio und Macacus sogar entschieden voran und leitet dadurch die dorsale Abkickung des Kreuzbeins ein. Hiervon abgesehen stehen die gefundenen Zahlen in vollem Einklang mit der gestreckten, einer schärfer ausgesprochenen Krümmung baaren Form der Lendenwirbelsäule. Sie liefern daher auch einen mittelbaren Beleg dafür, dass die nach vorn verjüngten Wirbelkörper des Gorilla schlechterdings eine andere Bogenlinie voraussetzen als die nach vorn erhöhten des Menschen.

Mit Rücksicht auf die Krümmung der Wirbelsäule tritt also der Gorilla in keiner Weise aus dem Rahmen des rein thierischen Typus heraus. Erinnern wir uns dabei, dass die eigenthümliche Krümmung der menschlichen Wirbelsäule keine angeborene, in der Gestaltung der Wirbel ursprünglich begründete, sondern eine in Folge der aufrechten Körperstellung nachträglich erworbene ist, so gelangen wir ohne weiteres zur sichern Ueberzeugung, dass dem Gorilla für gewöhnlich eine derjenigen des Menschen entsprechende Körperstellung nicht zukommt und dass er nach dieser Seite hin den Character seiner niederen Verwandten vollauf bewahrt. Beobachtungen am lebenden Thiere lehren nichts anderes. Vielleicht darf damit auch die verhältnissmässig geringe Stärke der Wirbelsäule überhaupt in Verbindung gebracht werden. Trotz der doch viel beträchtlicheren allge-

meinen Körperfülle erscheinen nur im Halstheile die horizontalen Durchmesser denen des Menschen um ein weniges überlegen, sonst haben sie überall Mühe, ihnen nur das Gleichgewicht zu halten. Am vollständigsten geschieht dies noch in transversaler Richtung. Die beiden bezüglichen Curven verlaufen einander nahezu parallel. Selbst die Abschwellung in der obern Brustgegend ist beiden in gleicher Weise eigen. Dagegen sind gerade hier die übrigen Durchmesser beim Gorilla entschieden im Nachtheil. Erst die Lendengegend hebt sie wieder zu menschlicher Höhe.

Sehr abweichend vom Menschen verhält sich der Gorilla in

Fig. 2.




Curventafel für die absolute Grösse der Wirbellöcher, *A* des Menschen, *B* des Gorilla. *S* sagittaler, *T* transversaler Durchmesser. Einrichtung der Tafel wie bei der vorigen.

der Bildung der Wirbellöcher. Sie besitzen durchschnittlich eine geringere Weite. Gleichförmig verengt treten sie im Lendentheile, einseitig der Quere nach und dadurch in sagittaler Richtung zum Ovale verlängert im Brusttheile auf[1]). Der Halstheil allein gleicht die etwas geringere Breite durch einen verstärkten Sagittaldurchmesser aus. Einzelheiten ergeben sich von selbst aus den beistehenden Zahlen und Curven.

[1]) Aehnliches kommt ausnahmsweise auch beim Menschen vor, doch niemals so hochgradig wie beim Gorilla.

Absolute Grösse der Wirbellöcher in Mm.

| Nummerzahl der Wirbel in natürlicher Reihenfolge. | A. Mensch. | | B. Gorilla. | |
|---|---|---|---|---|
| | Sagittal. | Transversal. | Sagittal. | Transversal. |
| 3. | 18,3 | 24 | 22 | 23 |
| 4. | 17,3 | 25 | 22 | 22 |
| 5. | 16,4 | 26 | 22 | 22 |
| 6. | 15,7 | 26,4 | 22 | 24 |
| 7. | 15,3 | 26,3 | 19 | 24 |
| 8. | 16,5 | 23 | 16 | 20 |
| 9. | 16,7 | 20 | 16 | 19 |
| 10. | 17 | 19 | 16 | 15 |
| 11. | 16,7 | 18,4 | 17 | 15 |
| 12. | 16,4 | 18,3 | 17 | 14 |
| 13. | 16,4 | 17,8 | 17 | 14 |
| 14. | 16,4 | 17,5 | 17 | 13 |
| 15. | 16,7 | 18,5 | 17 | 14 |
| 16. | 16,5 | 18,5 | 18 | 13,5 |
| 17. | 17 | 18,8 | 18 | 14 |
| 18. | 17,3 | 19,5 | 17 | 13,5 |
| 19. | 19,3 | 23 | 17 | 14,5 |
| 20. | 19,3 | 24 | 17 | 17 |
| 21. | 18,4 | 24,5 | 17 | 17 |
| 22. | 17 | 23,5 | 14 | 18 |
| 23. | 18 | 24,4 | 15 | 17,5 |
| 24. | 19,7 | 27 | 11 | 20 |
| 25. | 13,5 | 32,8 | 10 | 20 |

Für den verschiedenen Mechanismus in den beiden Wirbelsäulen spricht schliesslich noch die Verschiedenheit der Gelenkfortsätze. Beim Menschen besitzen sie vorwärts concave Endflächen vom 7. bis 19., beim Gorilla dagegen vom 11. bis zum 22. Wirbel. Bei diesem ist somit das Gebiet der vorwärts convexen Flächen am oberen Körperende vergrössert, am unteren verkleinert[1]).

## 2. Extremitäten.

### a. Maassverhältnisse. — Lage der Gelenkachsen.

Für den Character einer Extremität ist neben der speciellen

[1]) Die Zahl der Rippenpaare beträgt bei unserem Skelete 14, eine auch

Einrichtung ihrer Endabschnitte nichts von gleicher Bedeutung wie das Längenverhältniss ihrer grösseren Theilstücke zum Ganzen und die Stellung der Gelenkachsen zu einander sowohl als auch zur allgemeinen Längsachse. Auf ersteres will ich hier nicht weiter eingehen. Wie es sich zu demjenigen des Menschen und anderer Affen verhält, ist schon wiederholt dargethan worden. Ich selbst habe eine bezügliche Tabelle geliefert[1]) und begnüge mich daher mit der Angabe, dass bei unserm Gorilla die vordere Extremität von der höchsten Stelle des Schulterkopfes bis zur Spitze des Mittelfingers 101, die untere von der Höhe des Schenkelkopfes bis zur Spitze der zweiten Zehe 89,5 Cm. maass. Von jenen fielen auf den Oberarm, den Vorderarm und die Hand je 41,5, 33,0 und 26,5 Cm. oder 41,1, 32,7 und 26,2 % der ganzen Länge, von diesen gehörten dem Oberschenkel, dem Unterschenkel und dem Fusse (mit Ausschluss des Fersenfortsatzes) 37,0, 27,3 und 25,2 Cm. oder 41,3, 30,5 und 28,2 % der ganzen Länge an. Obere und untere Extremität verhielten sich zu einander wie 100 : 88,6.

Für die Achsenlage der Gelenke bietet die vordere Extremität nur im Gebiete des Oberarmes hinreichend sichere Anhaltspuncte. Sein Knochen ist leicht gedreht. Die Kopfachse weicht um 27° nach hinten und aussen von der Ellenbogenachse ab, also um einen Werth, der nur wenig höher liegt als der von Schmid[2]) für den Menschen gefundene Mittelwerth (16°) und sich innerhalb seiner individuellen Grenzwerthe (2—37°) befindet. Der Winkel ist bekanntlich bei niederen Affen weitaus grösser. Schmid (a. a. O. pag. 198) bestimmte ihn bei Arten von Inuus, Cynocephalus, Cebus und Ateles zu 71—87°. Bei Hylobates lar fand ich dafür 55, bei H. syndactylus 75°. Dem Orang gibt Lucae[3]) 38 und 45 Grade.

Mit der Längsachse des Oberarmes bildet die Scheitelachse

---

sonst schon bemerkte individuelle Eigenthümlichkeit. Eigentliche Lendenwirbel sind daher nur 3 vorhanden.

[1]) Aeby, Beiträge zur Kenntniss der Mikrocephalie. Archiv für Anthropologie. Bd. VI. pag. 289 u. 291.

[2]) F. Schmid, Ueber die gegenseitige Stellung der Gelenk- und Knochenachsen der vorderen und hinteren Extremität bei Wirbelthieren. Archiv für Anthropologie. Bd. VI. pag. 193—195.

[3]) Lucae, Die Hand und der Fuss. (Abgedruckt a. d. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. V. Bd.) Frankfurt a. M. 1865. pag. 12. — Die Stellung des Humeruskopfes zum Ellenbogengelenk beim Europäer und Neger. Archiv f. Anthropologie. Bd. I. pag. 276.

seines Kopfes nach oben einen Winkel von 58°. Der Mensch erreicht, wie ich nachgewiesen[1], individuell denselben Werth, bleibt aber doch im Allgemeinen mit einem Mittelwerth von 45,6 (37—59°) hinter demselben zurück. Hinsichtlich anderer Affen fehlt mir die auf Messung beruhende Erfahrung. Die Ellbogenachse steigt um wenige (5) Grade nach aussen auf. Mensch und Affe verhalten sich überhaupt nach Schmid (a. a. O. pag. 195 und 198) in dieser Hinsicht übereinstimmend. In der Stellung der Gelenkachsen steht somit der Oberarmknochen des Gorilla dem des Menschen ausserordentlich nahe, wie dies übrigens, wenngleich ohne genauere Zahlenbelege, schon von verschiedenen Forschern hervorgehoben worden ist.

Anders lauten die Ergebnisse für die untere Extremität. Hier fällt vor allem der gänzliche Mangel einer Längsdrehung des Oberschenkelknochens in's Gewicht. Kopf- und Knieachse liegen, wie bereits Lucae[2] hervorgehoben, in derselben Richtung. Bei anderen Affen ist dies anders (Schmid, a. a. O. pag. 198). Der Kopf erscheint gewöhnlich nach hinten, bisweilen auch, wie beim Menschen nach vorn und aussen gedreht. Dem Mittelwerthe des letzteren (11,8°) stellen sich Grenzwerthe von 1 und 19° zur Seite (Schmid a. a. O. pag. 196).

Das Schienbein des Gorilla ist leicht gedreht, doch entgegengesetzt wie beim Menschen, nach vorn und nicht nach hinten und innen. Die Drehung beträgt 8°, beim Menschen 19 (3—33°). Bei den Affen werden beide Formen der Drehung beobachtet (Schmid a. a. O. pag. 198).

Der Winkel zwischen Schenkelhals und Diaphyse misst 124°, also etwas weniger als beim Menschen, wo er 135,4 (128—141°) beträgt. Schmid (a. a. O. pag. 198) sah ihn bei Affen zwischen 120 und 145° schwanken. Gross sind also die Unterschiede in dieser Beziehung nicht.

Huxley[3] zufolge gleicht der Femur des Gorilla dem des Menschen am meisten durch das Vorragen des Condylus int. über den ext. Ich finde dies nicht bestätigt, wohl aber die entgegengesetzte

---

[1] Aeby, Beiträge zur Kenntniss der Gelenke. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie, Bd. VI. pag. 368.

[2] Lucae, Die Hand und der Fuss pag. 11.

[3] T. H. Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Uebersetzt von Dr. F. Ratzel.) Breslau, 1873. pag. 402.

Angabe von Owen[1]. Die Drehachse des Knies liegt, wie ich mich durch genaue Messung überzeugt habe, genau senkrecht zur Längsachse des Oberschenkels. Letzterer steht denn auch in der That, wenn er auf einer Horizontalen auf seine beiden Condylen gestellt wird, zum Unterschiede von den unter diesen Umständen schräg nach aussen aufsteigenden Knochen des Menschen durchaus senkrecht. Schräg liegt dafür, ähnlich wie beim Kinde, die Gelenkfläche der Tibia. Sie fällt nach innen um 4, nach hinten um 18° gegen den Querschnitt des Knochens ab, während sie beim erwachsenen Menschen mit letzterem zusammentrifft.

Längst bemerkt ist für den Gorilla die auffällige Schrägstellung des Tibio-tarsalgelenkes. Seine Drehachse steigt nach aussen um 15° über die Querachse des Unterschenkels auf.

Alles zusammengenommen entfernt sich also im Gegensatze zur oberen die untere Extremität des Gorilla sehr beträchtlich von derjenigen des Menschen und es gibt selbst niedere Affen, die ihn in dieser Hinsicht an Menschenähnlichkeit übertreffen. Mangelnde Drehung des Oberschenkels, der menschlichen entgegengesetzte Drehung des Unterschenkels, reine Querstellung der Knie- und Schrägstellung der Fussachse dürften als hauptsächlichste Unterscheidungsmerkmale hervorzuheben sein.

Welche Momente dieser Verschiedenheit zu Grunde liegen, ist vor der Hand nicht zu sagen. Ich erinnere indessen daran, dass sich ähnliches in der ganzen Säugethierreihe wiederholt, ohne dass bis jetzt die Möglichkeit vorhanden wäre, eine bestimmte Beziehung zur Leistungsfähigkeit der Extremität herauszufinden. Nichtsdestoweniger zweifle ich nicht daran, dass eine solche besteht und sich weitern Untersuchungen enthüllen wird.

Wenn irgendwo in der Architectur des Skeletes, so handelt es sich gewiss bei der Lage der Drehachsen um entweder bereits vererbte oder erst im Verlauf der Ontogenese erworbene Anpassung an äussere mechanische Verhältnisse.

### b. Schulter- und Hüftgelenk.

Ich habe bereits durch frühere Untersuchungen[2]) den innigen Zu-

---

[1]) R. Owen, On the Anatomy of vertebrates, London, 1866. Vol. II, pag. 549.

[2]) Aeby, Beiträge zur Kenntniss der Gelenke. Ueber Form und Mechanik

sammenhang nachgewiesen, welcher zwischen der Form der Gürtelgelenke und dem Typus der durch sie vermittelten Bewegung besteht. Es war mir daher von besonderem Interesse, auch den Gorilla nach dieser Seite hin der Prüfung unterwerfen zu können. Unser Exemplar lud um so mehr zu einer solchen ein, als die erforderlichen Gelenkflächen hinsichtlich ihrer Erhaltung nicht das geringste zu wünschen übrig liessen. Die Untersuchung geschah in der von mir angegebenen Weise durch Wachsabdrücke.

Dem Schultergelenke des Menschen liegt ein Kugelsegment zu Grunde. Anders beim Gorilla. Hier tritt, uns ein quergestelltes Cycloid[1] entgegen mit einer vertikalen Krümmung von 27,5 und einer horizontalen von 30 Mm. Radius. Beide Halbmesser verhalten sich somit zu einander wie 100 : 109, ein Verhältniss, wie ich es (a. a. O. pag. 384 und 387) für die Felsenaffen (Cynocephalus) nachgewiesen habe. Es berechtigt uns dies zu dem Schlusse, dass sich der Gorilla in dem Gebrauche seiner vorderen Extremität vorzugsweise einer transversalen Drehaxe bediene, da ja nur in diesem Falle eine transversale Abflachung des Gelenkkopfes getroffen wird und letzterer bei allen lebhaft kletternden und somit einer vielseitigen Bewegung beflissenen Affen entweder einer Kugel oder aber einem durch die Einwirkung der Muskelrandzonen in transversaler Richtung verkürztem Cycloide angehört[2]). Solche Randzonen kommen zwar auch beim Gorilla vor, doch ohne einheitliche Verschmelzung mit der Hauptfläche und auch nicht wie beim Menschen und andern Affen vor und hinter, sondern über und unter derselben. In Folge davon erscheint denn auch der Kopf nicht wie bei jenem aufrecht, sondern quer oval (Fig. 3). Er vertritt damit eine Form, die von derjenigen des Menschen in sehr auffälliger Weise abweicht und die ich bisher auch bei keinem andern der mir zugänglichen Affen beobachtet habe. Der Längsdurchmesser des Ovals besitzt

des Schultergelenkes beim Menschen. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie. Bd. VI. pag. 355 u. ff.

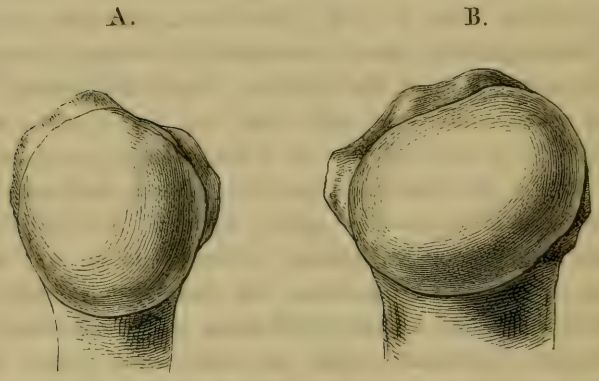
[1]) Ich gebrauche diesen Ausdruck jetzt wie früher im Sinne Hermann's, der ihn zuerst in seinem Lehrbuch der Physiologie für jene Gelenke vorgeschlagen, deren Oberfläche man sich durch Rotation eines Kreisbogens um seine Sehne entstanden denken kann. Es sind die bisherigen eiförmigen oder ellipsoiden Gelenke.

[2] In meinen Beiträgen zur Kenntniss der Gelenke habe ich eine eingehende Darstellung dieser Verhältnisse gegeben. Ich verweise auf das bezügliche Capitel: »Die normale Umformung des Schulter- und Hüftgelenkes beim Menschen und bei Säugethieren.« (Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie. Bd. VI. pag. 379 u. ff.)

übrigens keine reine Querlage; er fällt um 21° nach hinten zu ab. Die Randzonen sind nur theilweise vorhanden. Sie verschonen die hintere Hälfte des Kopfes und dieser erhält dadurch Eiform mit hinterem stumpfen und vorderem etwas spitzeren Pole. An Winkelumfang entspricht der Gelenkkopf des Gorilla ungefähr demjenigen des Menschen.

Der Kopf des Oberschenkels ist in der Anlage einer Kugel von

Fig. 3.




Schulterkopf des Menschen (*A*) und des Gorilla (*B*) in 1/2 nat. Gr.

23 Mm. Radius entnommen. Ihr bei senkrechter Schenkellage vorderer oberer Quadrant verflacht sich indessen der Quere nach auf 27 Mm. Radius. Die Umformung reicht nicht bis zum Pole; dieser wahrt die Grundform[1]). Die Verflachung ist eine verhältnissmässig starke, da beide Krümmungshalbmesser im Verhältnisse von 100 : 117,4 zu einander stehen. Sie ist gleich derjenigen des Schulterkopfes auf das Vorwalten einer sagittalen Drehbewegung zurückzuführen. Dass sie den vorderen Umfang des Gelenkkopfes trifft, spricht für die Herrschaft einer Beugelage, welche diesen Theil der Gelenkfläche vorzugsweise belastet, und dass sie auf ihn sich beschränkt ist ein Beweis für die geringe Ausgiebigkeit der üblichen Bewegung, da sonst ähnlich wie beim Menschen ein Uebergreifen auf weitere Gebiete stattfinden müsste. Das Hüftgelenk verstärkt somit den schon beim Schultergelenke gewonnenen Eindruck einer gewissen Einseitigkeit in der geübten Bewegung. Mag der Gorilla im Klettern und anderen

[1]) Ueber die verschiedenen Gestaltungstypen des Schenkelkopfes gibt mein bereits erwähnter Aufsatz Nachricht. Insbesondere möge a. a. O. pag. 388 nachgesehen werden.

gymnastischen Künsten auch noch so erfahren sein, die Form seiner Gürtelgelenke bringt ihn doch in die Nähe solcher Geschöpfe, deren Locomotion vorherrschend durch der Medianebene parallele Verschiebung der Gliedmaassen bedingt wird. Jedenfalls geben sie ihm auf besondere Menschenähnlichkeit keinen Anspruch.

### c. Hinterfuss oder Hinterhand? Grosse Zehe oder Daumen?

Der Behauptung Huxley's[1], dass die Aehnlichkeit der sogenannten hinteren Hand von Affen mit einer wirklichen Hand nur bis auf die Haut gehe, nicht tiefer, und dass in allen wesentlichen Beziehungen die Hinterextremität so entschieden mit einem Fusse endigt wie die des Menschen, hat Lucae[2] eine gegentheilige folgen lassen. Auf ihn macht der Fuss des Gorilla nicht allein einen ganz anderen Eindruck als auf den englischen Autoren, sondern er findet überhaupt, dass der Fuss des Affen weit mehr Uebereinstimmung mit der Hand als mit dem Fusse des Menschen hat. Lucae beruft sich dabei ausdrücklich auf anatomische wie physiologische Gründe; dem einigermaassen urtheilsfähigen Leser kann es indessen nicht entgehen, wie jene nur das äussere Gewand, diese dagegen den inneren Geist der Beweisführung ausmachen, und wie überhaupt Lucae den Missgriff begeht, die von Huxley auf dem Boden der Homologie gezogenen Schlüsse durch der Analogie entnommene entkräften zu wollen. Ich halte eine Vertheidigung der ersteren für überflüssig: sie erscheinen mir eigentlich selbstverständlich. Damit ist natürlich noch nicht gesagt, dass Lucae überhaupt im Unrecht sei, da sich ja Homologie und Analogie nicht nothwendigerweise decken. Es lohnt sich daher immerhin der Mühe, zu untersuchen, ob die von Lucae angerufenen analogen Verhältnisse einander wirklich so nahe stehen, dass sie ihn die anatomischen Verschiedenheiten wenigstens mit einem Scheine von Recht kurzweg über Bord werfen liessen. Die Untersuchung hat ihre Schwierigkeiten, wie alle ähnlichen, wo es sich um nach individuellem Ermessen dehnbare Begriffsbestimmungen handelt. Die Schwierigkeiten vermindern sich erheblich, wenn ein jeder der in die Discussion eintritt, vor allem seinen Standpunct klar legt. Hier der meinige. In unserem Falle hat es physiologische Aehnlichkeit oder Analogie mit Bewegungserscheinungen und zwar mit

---

[1] Huxley, Evidence as to man's place in nature. London, 1863. pag. 91.

[2] G. Lucae, Die Hand und der Fuss. Frankfurt a. M. 1865.

diesen nicht nach dem Maasse ihrer Ausgiebigkeit oder Quantität, sondern einzig und allein nach der Art ihres Characters oder Qualität zu thun. Wie wichtig, ja praktisch maassgebend jene auch vielerorts sein mag, als Maassstab der Aehnlichkeit oder Unähnlichkeit kommt sie dieser gegenüber nicht in Betracht. Deshalb kann ich allem, was Lucae über die Bewegung der Finger und der Zehen beibringt, für die Entscheidung der Hauptfrage kein Gewicht beilegen. Der Typus der Bewegung ist dort wie hier auch beim Menschen ein und derselbe und nur ihr Maass zu Ungunsten des Fusses ein verschiedenes. Wird ein solches beim Affenfusse gesteigert, so nähert er sich in seiner Leistungsfähigkeit zwar der Hand, aber sein Grundtypus ist nach wie vor derselbe. Daher ist denn auch physiologisch kein Grund vorhanden, die Continuität der beiden Bildungen aufzugeben, um so weniger, wenn man bedenkt, dass die Grösse einer Bewegung durch Anpassung an besondere Verhältnisse ja innerhalb ziemlich weiter Grenzen selbst individuell verändert werden kann. Einfache Steigerung der Beweglichkeit ohne Aenderung ihres Characters macht den Fuss zunächst nur zu einem beweglicheren Fusse, aber noch zu keiner Hand, so wenig als die in ihrer Beweglichkeit beschränkte Hand deshalb ihr Recht, Hand zu heissen einbüsst. Den Character einer Bewegung bestimmt die Form des ihr zu Grunde liegenden Gelenkes. Soll es daher wirklich gerechtfertigt sein, den Hinterfuss des Affen als der Hand und nicht als dem Fusse des Menschen analog anzusehen, so muss eine derartige Annäherung vor allem in der Bildung der Gelenke zum Ausdruck gelangen. Wie verschieden diese bei der Hand und beim Fusse des Menschen sind, weiss jedermann. Wie verhält sich der Affe? Ich beschränke mich in der Beantwortung dieser Frage auf die beiden Gelenke, welche für die Formveränderungen des Fusses gegenüber denen der Hand als die in erster Linie maassgebenden müssen bezeichnet werden. Es sind dies das Gelenk zwischen dem Talus und der übrigen Fusswurzel sowie das Mittelfussgelenk der grossen Zehe. Lucae hat dieses einiger, jenes gar keiner Aufmerksamkeit gewürdigt.

### α. Gelenkverbindungen des Talus.

Hinsichtlich der Talusgelenke herrscht bekanntlich in der anatomischen Welt ziemliche Meinungsverschiedenheit. Ich für meinen Theil bekenne mich zu der vor kurzem durch Ann Elizabeth Clark[1] in

[1] The ankle-joint of Man, a graduation thesis by Ann Elizabeth Clark

einer Berner Dissertation entwickelten Auffassung. Hiernach fällt die Hauptverbindung des Knochens in das hintere Talo-calcanealgelenk, ein eigenthümliches Kegelgelenk, dessen Achse vom hinteren Ende des Sustentaculum tali schräg nach rück- und auswärts abfällt. Von hier aus wird die typische Bewegung geregelt. Das vordere Talo-calcanealgelenk spielt dabei ebensowenig eine entscheidende Rolle als das Talo-naviculargelenk, dessen Bedeutung nur darin besteht, die Drehung des Talus um die erwähnte schräge Achse in eine Längsrollung des vorderen Fussabschnittes umzusetzen. Wir treffen in der Hand nichts, was dieser Einrichtung auch nur von ferne gleich käme. Der Hinterfuss des Gorilla aber übernimmt sie gleich demjenigen aller anderen Affen vollständig und in solcher Treue, dass nicht nur über die anatomische, sondern auch über die physiologische Gleichwerthigkeit gar kein Zweifel obwalten kann. Der ganze Unterschied besteht darin, dass beim Affen die Beweglichkeit grösser ist, als beim erwachsenen Menschen. Ich habe indessen bereits betont, dass solches von keiner wesentlichen Bedeutung ist. Zudem besteht ein so grosser Unterschied nicht einmal für den Menschen überhaupt, sondern blos für den Erwachsenen. Der Fötus und der Neugeborne steht in dieser Hinsicht dem Affen erheblich näher, wenn er ihn, was ich aus Mangel an Erfahrung weder bejahen noch verneinen kann, nicht vielleicht gar erreicht. Nach Clark's a. a. O. pag. 30, Untersuchungen umfasst die Excursionsfähigkeit des kindlichen Gelenkes im Mittel 34, 3 (22,2—44.7), diejenige des erwachsenen Gelenkes nur 13,8 (10.7 — 17,2) Bogengrade. Ihr entspricht die Pro- und Supinationsfähigkeit des Fusses mit 36.0 (24.2—45.5 und 18.9 (14.0—26.2) Graden. Der Grund dieser auffälligen Erscheinung liegt vornehmlich in der verschiedenen Ablenkung des Taluskopfes nach innen und einer dadurch bedingten Verschiedenheit in der Stellung der Längsachse des Talus zur Drehachse seines hintern Calcanealgelenkes. Beim Kinde wendet sich der Taluskopf mehr nach innen als beim Erwachsenen und entfernt sich foglich auch mehr von der sagittalen Richtung. Dadurch wird der Winkel zwischen seiner Längsachse und derjenigen des Fersenbeins grösser (30,5 gegen 11,9° im Mittel), der Winkel zwischen seiner Längsachse und seiner Drehachse gegenüber dem Fersenbein verkleinert (27.1 gegen 49.1° im Mittel). Es bedarf nicht erst des besonderen Nachweises, dass durch letzteren Umstand die

from England. Berne, 1877. — Ich verweise für alle Einzelheiten auf diese Arbeit.

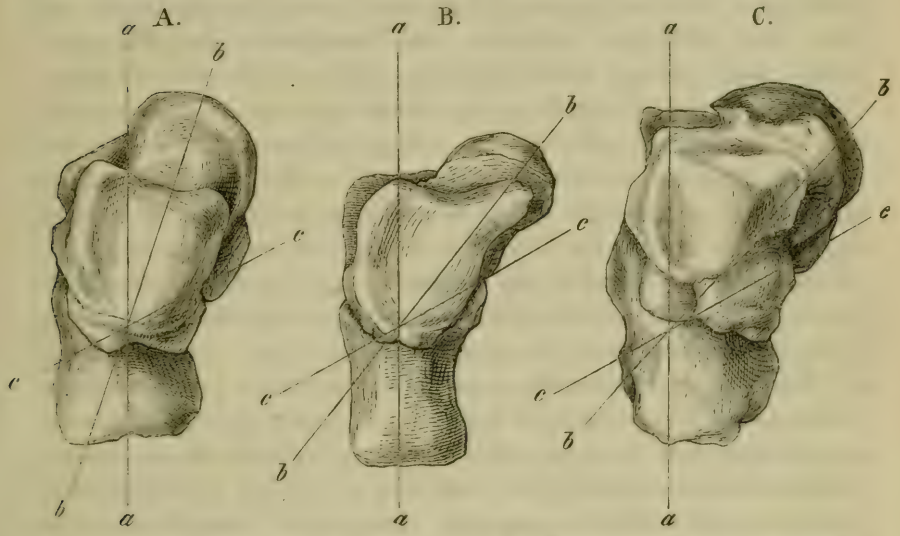
Rotationsfähigkeit des Knochens gesteigert werden muss, da die sperrende Wirkung des seitlich über die Drehachse vortretenden Taluskopfes eine Abschwächung erfährt. Ganz dieselbe Einrichtung zeigt nun auch der Affenfuss, wie aus der nachfolgenden Tabelle ersichtlich wird. Die Zahlen für den Menschen sind der CLARK'schen Arbeit (pag. 20 und 23) entnommen.

| | Winkel zwischen Längsachse des Calcaneus und Längsachse des Talus. | Winkel zwischen Längsachse des Calcaneus und Drehachse des Talus. | Winkel zwischen Längsachse und Drehachse des Talus. |
|---|---|---|---|
| Mensch, erwachsen . . . | 11,9 (4—18)° | 61 (54—68)° | 49,1 (40—55)° |
| Mensch, 2jährig | 20° | 66° | 45° |
| Mensch, Fötus . | 30,5 (20—42)° | 58,3 (48—68)° | 27,1 (22—40)° |
| Pithecus Gorilla | 42° | 62° | 20° |
| Cynocephalus mormon . . | 34° | 62° | 28° |
| Ateles paniscus | 36° | 53° | 18° |
| Papio sphinx . | 40° | — | — |
| Inuus sylvanus . | 27° | — | — |

Die Lage der Drehachse des Talus im Vergleich zur Längsachse des Calcaneus ist überall ungefähr dieselbe (Fig. 4). Sämmtliche Affenwerthe liegen innerhalb der Grenzen individueller Schwankung beim Menschen. In der relativen Stellung der Drehachse halten Affen und Kind getreulich zusammen, während der erwachsene Mensch seine gesonderten Wege geht. Aehnliche Unterschiede kehren in der Richtung des verwendeten Kegelsegmentes zur Horizontalebene, in der Steilheit des Sustentaculum, so wie in der Neigung des grössten Durchmessers am ovalen Taluskopfe wieder. So fällt letzterer, um nur dieses noch mit Zahlen zu belegen, beim Erwachsenen um durchschnittlich 41,8 (29—52), beim Kinde nur um 10 (0—23)° nach innen ab. Unser Gorilla zeigt 12°. Die »freie Gelenkung zwischen dem Scaphoides und Cuboides einerseits und dem Fersenbein und Sprungbein andererseits«, von welcher HUXLEY (Anatomie der Wirbelthiere pag. 402) spricht, erscheint somit ganz in denselben Verhältnissen wie beim Kinde begründet. Diese Uebereinstimmung ist sicherlich eine bedeutsame Thatsache. Mensch und Affe gehen von derselben Grundform aus und beide stehen im Beginn ihrer indivi-

duellen Laufbahn auf gemeinsamem Boden. Dass letzterer allein auch ferner auf ihm stehen bleibt, ersterer ihn später verlässt, das ist die nothwendige und unmittelbare Folge der verschiedenen me-

Fig. 4.




Talus und Calcaneus *A*, des Erwachsenen (1/2), *B*, des Neugeborenen (2/1), *C* des Gorilla (1/2). *aa*, Längsachse des Calcaneus; *bb*, Längsachse, *cc*, Drehachse des Talus.

chanischen Bedingungen, unter deren Druck ihre weitere Entwicklung sich vollzieht. Der zweijährige Knabe beweist, wie bald diese zur Wirkung gelangen. Trotz alledem bleibt der allgemeine Grundtypus gewahrt. Der Erwachsene hat wohl einen Theil der Beweglichkeit seiner Tarsalgelenke gegenüber dem Kinde eingebüsst, aber die Natur derselben ist die ursprüngliche geblieben. Es darf auch wohl noch hervorgehoben werden, dass in der Differenzirungsgeschichte des Affen- und Menschenfusses nicht jener, sondern dieser der gemeinsamen Urform untreu wird und durch Anpassung an besondere Verhältnisse wenigstens äusserlich neue Gestaltung annimmt.

## β. Mittelfussgelenk der grossen Zehe.

Für die Uebereinstimmung zwischen Fuss des Affen und Hand des Menschen führt Lucae (Hand und Fuss, pag. 50) unter anderm auch den Umstand an, dass bei jenem der erste Mittelfussknochen nicht blos abgerückt frei stehe, sondern auch in einem sattelartigen

Ginglymus freie Bewegung besitze. Bei der grossen Zehe des Menschen ist dies nicht der Fall. Ein wirkliches Sattelgelenk wird hier trotz der gegentheiligen Angabe von Fick, auf welche wir zurückkommen werden, kaum je getroffen. Wir hätten es somit in der That mit einer derjenigen der Hand analogen Bildung zu thun, vorausgesetzt, dass Lucae's Angaben richtig sind. Ich kann dies nicht zugeben und behaupte vielmehr, dass die Affen in dem Mittelfussgelenk ihrer grossen Zehe der Hauptsache nach gar keinen andern Typus einhalten als der Mensch. Besehen wir uns vorerst den letztern etwas genauer. Es ist dies um so nothwendiger, als das betreffende Gebiet seines Körpers keineswegs zu den von der Anatomie bevorzugten gehört und die herkömmlichen Schilderungen in ihrer Allgemeinheit unsern Zwecken kein Genüge zu bieten vermögen.

Die äusseren Umrisse des Gelenkes zwischen dem ersten Keilbein und dem ersten Mittelfussknochen sind bekannt genug. Sie bilden ein ziemlich gestrecktes, aufrecht stehendes, in der Mitte seines Aussenrandes bohnenförmig eingebogenes Oval. Die von diesem umschlossene Fläche ist zwar flach, doch immer deutlich und zwar ausnahmslos nach vorn gewölbt. Nach zahlreichen Beobachtungen an Erwachsenen und Kindern muss ich sie typisch als Theil eines Cycloides mit senkrecht gestellter Längsachse bezeichnen. Die Wölbung von rechts nach links ist immer steiler als die von oben nach unten[1]. Die Krümmungshalbmesser beider betragen durch-

[1] Merkwürdigerweise hebt Henke (Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. Leipzig und Heidelberg, 1863. pag. 280) nur diese so geringe verticale, nicht aber die viel auffälligere quere Wölbung hervor. Im übrigen halte ich seine Bemerkung zu L. Fick's Angaben über Spuren einer sattelförmigen Bildung (Müller's Archiv, 1857), dass es sich wahrscheinlich um Concavität nach vorn von rechts nach links gehandelt habe, für entschieden unrichtig. Solche Flächen kommen an dieser Stelle ganz gewiss nicht vor. Concavitäten werden nur in der verticalen Richtung, also von oben nach unten gefunden und zwar sehr häufig in Gestalt einer schief nach innen aufsteigenden sehr verschieden tiefen Rinne, wodurch die untere laterale Ecke des Gelenkes von der Hauptfläche abgegrenzt wird. Ich bin überzeugt, dass sich Fick durch sie zur Annahme einer Sattelfläche hat verleiten lassen. Die Rinne ist indessen gar nicht selten auch durch das Gegentheil, nämlich durch eine vorspringende Kante ersetzt und eine genauere Prüfung der Verhältnisse führt zur Ueberzeugung, dass nur der über ihnen gelegene Theil der Gelenkfläche typisch ist und den Character des Ganzen bedingt. Der Rest zeigt überhaupt kein gleichförmiges Verhalten. Seine Wölbung ist sehr oft nicht einmal eine regelmässige, jedenfalls keine mit der Hauptfläche übereinstimmende, häufig auch keine convexe, sondern eine concave. Die räumliche Ausdehnung dieses unbotmässigen Eckfeldes ist individuell eine sehr wechselnde.

schnittlich in runder Zahl 20 und 80 Mm., verhalten sich also zu einander wie 1 : 4. Der erstere unterliegt nicht unbeträchtlichen individuellen Schwankungen, namentlich aber kann der letztere viel grösser werden, ja sich so verlängern, dass die Cycloidfläche in eine Cylinderfläche übergeht. Sehr selten habe ich dabei eine mittlere Einschnürung wahrgenommen. Sie war jedesmal so ausserordentlich flach, dass von einer Sattelform nicht die Rede sein konnte. Ein Gelenk, das hierauf Anspruch zu machen gehabt hätte, ist mir nie vorgekommen, trotzdem ich angelegentlich darnach gesucht habe. Eine oft vorhandene rinnenförmige Vertiefung in der Nähe des unteren Endes kann bei einiger Aufmerksamkeit unmöglich irre führen, da ihr alle für die Concavität einer Sattelfläche erforderlichen Eigenschaften abgehen. Wie steht es nun in dieser Hinsicht bei den Affen? Ich antworte, gerade so wie beim Menschen, nur alles in weitaus kräftigeren und deshalb augenfälligeren Zügen. Sie sind daher auch besonders geeignet, um das richtige Verständniss der verflachten menschlichen Formen anzubahnen. Wo Lucae seine Sattelform hernimmt, ist mir schlechterdings unerklärlich. Maassgebend vor allem ist die nie fehlende steilere Wölbung von rechts nach links und die damit verbundene stärkere Ablenkung der beim Menschen beinahe quer gestellten Gelenkfläche nach innen. Beide Momente führen zu grösserer Freiheit der Affenzehe nach Lage und Bewegung. Sehr verschieden dagegen gestalten sich die Dinge hinsichtlich der verticalen Wölbung. Beim Gorilla fehlt eine solche völlig: die Zehe ruht auf einer Cylinderfläche, die in unserm Falle selbst der von Lucae erwähnten Leiste entbehrt. Nicht viel anders scheint die Sache nach Lucae's Abbildungen beim Orang und Schimpanse zu sein. Möglicherweise erfolgt indessen schon bei diesen Anschluss an die übrigen Affen, bei denen zur transversalen eine, freilich immer schwächere, verticale Wölbung hinzutritt und so dem Gelenke den Character des Cycloidgelenkes ertheilt. Aeusserst flach ist dieser Verticalbogen bei Mycetes, entschieden kräftiger als im Menschen bei Cynocephalus, Macacus, Inuus, Cercopithecus. Auch bei ihnen verläuft über dem Peroneusansatze die schon beim Menschen erwähnte flache, nach innen aufsteigende Rinne. Sie liegt indessen dem Rande zu nahe, als dass der Character der ganzen Fläche durch sie wesentlich beeinträchtigt würde. Bei Pithecus und Cebus dagegen rückt sie weiter nach oben bis zur Mitte, ja bei Hylobates sogar bis zum oberen Dritttheil des Gelenkes vor. Damit erfolgt dann eine sehr auffällige Scheidung

in einen oberen, die cycloide Wölbung wahrenden und in einen unteren Bezirk mit im Ganzen cylindrischer, nach aussen hin stärker eingerollter Oberfläche. An dieser habe ich wohl da und dort leichte Einsenkungen, niemals jedoch wirkliche Sattelform getroffen. Der Typus des Mittelfussgelenkes der grossen Zehe ist also nicht allein für den Menschen, sondern auch für die Affen ein von demjenigen des Mittelhandgelenkes des Daumens vollkommen abweichender und durchaus einheitlicher. Ungleich diesem ist es nicht ein Gelenk mit mehreren annähernd gleichwerthigen Achsen (Sattelgelenk des Menschen und der meisten Affen, Kugelgelenk von Hylobates), sondern ein reines einachsiges Cylindergelenk (Gorilla) oder aber und das ist die Regel, ein zweiachsiges Cycloidgelenk mit oder ohne untere Randzone, in welchem die im Cylindergelenk zur Alleinherrschaft gelangende Drehachse ausnahmslos die entschiedene Führerschaft übernimmt. Bei den kleineren Affen habe ich mich mit dem Augenschein begnügt. An den grösseren und am Menschen habe ich Messungen mit nachfolgendem Resultate angestellt. Das »gerade« im Verticalbogen weist auf Cylinder-, die Millimeterzahl auf Cycloidform hin.

| | Krümmungshalbmesser in Mm. | | Oeffnungswinkel in Graden. | |
|---|---|---|---|---|
| | Querbogen. | Verticalbogen. | Querbogen. | Verticalbogen. |
| Mensch, Kind von 2 Jahren . . | 17 | (gerade) | 34 | 0 |
| – erwachsen . . . . . | 12,5 | 145 | 70 | 10 |
| – – . . . . . | 19,5 | 70 | 45 | ? |
| – – . . . . . | 15 | 71 | 58 | ? |
| – – . . . . . | 18,5 | 71 | 48 | ? |
| – – . . . . . | 27 | (gerade) | 30 | 0 |
| Gorilla . . . . . | 8 | (gerade) | 125 | 0 |
| Cynocephalus mormon . . . . | 5 | 8,5 | 90 | 55 |
| Papio sphinx . . . . . | 3 | 9,5 | ? | ? |
| Ateles paniscus . . . . . | 3 | 18 | 130 | 36 |
| Hylobates syndactylus { Oberes Feld . . | 3,3 | 6 | 130 | ? |
| Hylobates syndactylus { Unteres Feld . . | 4 | (gerade) | 120 | 0 |
| Hylobates lar { Oberes Feld | 3 | 3,5 | ? | ? |
| Hylobates lar { Unteres Feld { innen / aussen | 6,5 / 2 | (gerade) | ? | ? |

Je flacher die Wölbung, um so kleiner deren Oeffnungswinkel und naturgemäss auch unter sonst gleichen Verhältnissen die gestattete Bewegung. In dieser Hinsicht ist die ungünstige Stellung des

Menschen gegenüber den Affen augenscheinlich und die geringe Leistungsfähigkeit seiner grossen Zehe ohne weiteres erklärlich. Ob letztere durch frühzeitige und andauernde Uebung gesteigert werden kann? — An und für sich ist solches bei der unzweifelhaften Bildsamkeit der Gelenke nicht undenkbar, ob es aber wirklich geschieht, das bedarf noch des unmittelbaren Beweises. Berichte über eine freiere Beweglichkeit der grossen Zehe, die ihr sogar die Bedeutung eines Greiforganes ertheilen, liegen allerdings vielfach vor, doch ohne alle Gewähr dafür, dass es sich um eine Befreiung des Gelenkes zwischen Mittelfuss und Fusswurzel und nicht allein um eine solche zwischen Mittelfuss und erstem Zehenglied handle.

Die Bewegung der grossen Zehe ist eine wesentlich einachsige. Nichtsdestoweniger führt sie nicht blos zur Ab- und Adduction, sondern auch zur wirklichen Opposition mit den anderen Zehen. Der Grund liegt in der Stellung der Drehachse des Gelenkes zur Querachse des Fusses. Beide bilden zusammen keinen rechten, sondern einen plantarwärts offenen spitzen Winkel. Ich habe denselben einige Mal durch Messung bestimmt und folgende Werthe gefunden.

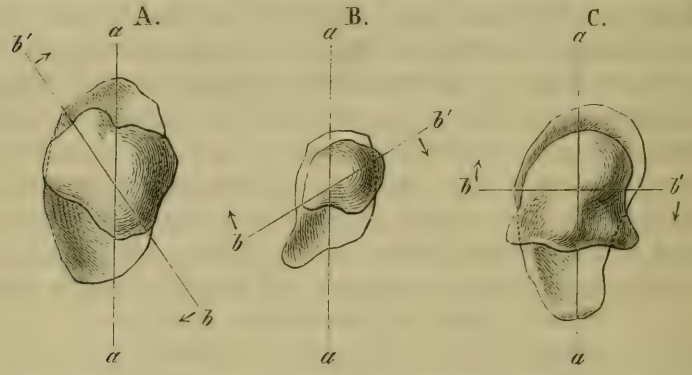
| | |
|---|---|
| Mensch (Kind und erwachsen) | 55 — 56° |
| Gorilla . . . . . | 53° |
| Ateles paniscus . . . . . | 67° |
| Hylobates lar und syndactylus | 41 u. 56° |
| Cynocephalus mormon. . . . | 80°. |

Selbst in diesem Puncte weicht also der Mensch nicht von dem Affen ab. Das Mittelfussgelenk seiner grossen Zehe ist das verflachte und deshalb weniger bewegliche der Affen.

Lucae gelangt (a. a. O. pag. 51) im Verlaufe seiner Betrachtungen zu dem Schlusse, dass auf Grund einer genaueren anatomischen Untersuchung die sogenannte hintere Hand der Affen sowohl anatomisch wie physiologisch weit mehr Uebereinstimmung mit der menschlichen Hand als mit irgend einer terminalen Abtheilung der Extremitäten in der ganzen Säugethierreihe besitzt und dass in der That nur mehr oberflächliche Formähnlichkeiten mit dem menschlichen Fusse vorkommen. Wir sind zu dem entgegengesetzten Standpuncte geführt worden. Hinterfuss des Affen und Menschenfuss gehören ihrer ganzen Anlage nach zu ein und derselben Formenreihe. Der einzige Unterschied besteht darin, dass der letztere seine Greiffähigkeit eingebüsst hat, aber selbst dies ist nur geschehen auf Kosten der Quantität und nicht der Qualität der zu leistenden Bewegung. Für die Fusswurzel vollzieht sich sogar, wie wir gese-

hen haben, diese Einbusse erst im Verlaufe der individuellen Entwicklung, indem der Fuss des Kindes dem Affenfusse noch erheblich näher steht als der Fuss des erwachsenen Menschen. In den Extremitäten der Affen ist die Theilung der Arbeit keine vollständige, sie vereinigen noch Stütz- und Greifvermögen. Im Menschen vollzieht sich die einseitige Scheidung, doch unter zäher Wahrung der typischen Grundlage für die hintere Extremität nicht weniger als für die vor-

Fig. 5.




Projection der vorderen Gelenkfläche des Mittelfussknochens der grossen Zehe auf die hintere sammt den Drehachsen, *A* (1/1) vom Gorilla, *B* (2/1) von Cynocephalus porcarius, *C* (1/1) vom Menschen. *aa*, Drehachse der hinteren Gelenkfläche oder des Tarso-metatarsalgelenkes. — *bb'*, Drehachse der vorderen Gelenkfläche oder des Metatarso-phalangalgelenkes. Die Pfeile an den Enden der Drehachse *bb'* bezeichnen deren Rotationsrichtung.

dere. Streben auch beide nach entgegengesetzter physiologischer Leistungsfähigkeit, so findet doch der Character der hinteren Extremität, wie sie bei den Affen auftritt, in dem Fusse des Menschen nicht weniger entschieden seinen natürlichen Abschluss, als der Character der vorderen in demjenigen der Hand.

### γ. Achsendrehung des Mittelfussknochens der grossen Zehe.

Es ist ohne Zweifel der geringen Beweglichkeit der grossen Zehe des Menschen und der dadurch veranlassten geringen Würdigung der anatomischen Verhältnisse zuzuschreiben, dass ein sehr auffälliges Verhalten ihres Mittelfussknochens bisher der Wahrnehmung gänzlich entgangen zu sein scheint. In der Literatur habe ich mich wenigstens umsonst nach einer bezüglichen Angabe umgesehen [1].

[1] Owen's »Osteological contributions to the natural History of the An-

Es handelt sich um die ganz verschiedene gegenseitige Stellung der Drehachsen gegenüber dem Keilbeine und der Grundphalange Fig. 5. Für erstere haben wir bereits nachgewiesen, dass sie beim Menschen und Affen in übereinstimmender Weise gelagert sei. Sie steht, wenn wir uns den Fuss auf horizontaler Unterlage denken, annähernd senkrecht. Die vordere Drehachse dagegen wechselt in ihrer Lage zwischen dem Verticalen und Horizontalen und erleidet somit eine Drehung um volle 90 Grad. Somit muss auch der ganze Knochen um ebensoviel gedreht werden. Die Torsion erfolgt nach aussen hin oder lateralwärts. Die innere Streckseite wird durch sie zu einer obern, die äussere Beugeseite zu einer untern und die vordere Achsenebene der grossen Zehe aus einer zu derjenigen der übrigen Zehen senkrechten zu einer ihr ungefähr parallelen. Die Torsion erreicht ihren Höhepunct beim Menschen mit einem Winkel von 90 Graden. Bei den Affen ist sie durchschnittlich weitaus geringer und beim Gorilla schlägt sie sogar in das Gegentheil um; der Knochen dreht sich um 30 Grad nach einwärts. Eine bestimmte Beziehung zwischen genannter Torsion und der Leistungsfähigkeit der Extremität scheint nicht vorhanden zu sein. Ueber den Orang und den Schimpanse besitze ich leider keine Erfahrung. Von Macacus, Cebus, Cercopithecus und Pithecia kann ich nur sagen, dass die Torsion ähnlich wie bei Cynocephalus u. s. w. vorhanden ist; äussere Gründe verhinderten die Messung. Einer solchen habe ich den Torsionswinkel bei folgenden Geschöpfen unterworfen:

| | Laterale Torsion | Mediale Torsion |
|---|---|---|
| Mensch . . . . . | 90° | — |
| Cynocephalus (spec.?) . | 39° | — |
| - mormon . | 61° | — |
| Hylobates syndactylus . | 67° | — |
| - lar . . . . | 54° | — |
| Ateles paniscus . . . | 38° | — |
| Mycetes palliatus . . . | 30° | — |
| Papio sphinx . . . . | 30° | — |
| Inuus sylvanus . . . | 18° | — |
| Pithecus Gorilla . . . | — | 30° |

thropoid Apes« in den Transactions of the Zoological Society vol. V part. 1 (citirt nach Lucae, war mir allerdings nicht zugänglich. Es ist indessen kaum wahrscheinlich, dass dieser Schriftsteller in seinem später erschienenen grossen Werke über vergleichende Anatomie diese Thatsache unerwähnt gelassen hätte, wenn sie ihm überhaupt bekannt gewesen wäre.

Beim Gorilla kommt also die Beugefläche der grossen Zehe derjenigen der übrigen Zehen gegenüber zu liegen und es bedarf kaum des besonderen Hinweises, wie sehr durch eine solche Einrichtung der Fuss geeignet wird, als feste Klammer nutzbar zu werden. Am Mittelhandknochen des Daumens kommt eine solche Torsion, wenigstens bei den genannten Geschöpfen und darum vermuthlich auch bei ihren Verwandten, nicht vor. Es wäre indessen verfehlt, aus der mangelnden Torsion der Gorillazehe Capital zu Gunsten ihrer Deutung als Daumen schlagen zu wollen: denn es leiten ja nicht allein die übrigen Affen in allmäliger Abstufung zum Menschen hinüber, sondern es fällt auch erfahrungsgemäss Maass und Art der Torsion als Anpassung an besondere mechanische Bedingungen bei ein und demselben Knochen in sehr verschiedener Weise aus. Die Thatsache als solche verdient aber immerhin alle Beachtung.

Der Gedanke, zu untersuchen, ob die starke Torsion der menschlichen Zehe eine angeborene oder eine erworbene sei, lag nahe genug. Der Befund an reifen und an unreifen Früchten sprach für erstere Eigenschaft. Ich habe in der Stellung der Drehachsen nicht die geringste Abweichung vom Erwachsenen vorgefunden. Ob gleiches für die Affen gilt, weiss ich nicht; bezügliches Material stand mir nicht zur Verfügung. Auch die Frage muss ich offen lassen, ob in dieser Hinsicht beim Menschen Racenunterschiede vorhanden sind. Das Negerskelet unserer Sammlung spricht für das Gegentheil.

---

## Nachschrift.

Das Manuscript zu obigem Aufsatze war bereits abgegangen, als mir der Bericht über die VIII. allgemeine Versammlung der deutschen anthropologischen Gesellschaft zu Constanz zukam (Correspondenzblatt der deutschen Gesellschaft f. Anthropologie, Ethnologie u. Urgeschichte, No. 11, November 1877). Darin macht Schaaffhausen (pag. 137) die Mittheilung, dass der Metatarsus der grossen Zehe an den Resten des prähistorischen Menschen von Steeten an der Lahn eine stärkere Aushöhlung der Gelenkfläche zum Os cuneiforme (im Original steht überall ganz consequent Os cuboideum) zeige, als eine solche gewöhnlich gefunden wird. Es gestatte dies die Annahme, dass der prähistorische Mensch gleich dem heutigen Wilden eine mehr abstellbare Zehe, also ein bisher noch nicht beobachtetes Merkmal niederer Organisation, besessen hat. Diese Annahme hat sicherlich viel Bestechendes und verdient auf alle Fälle genauer ge-

prüft zu werden. Ich wiederhole daher, dass der bezügliche anatomische Nachweis für den heutigen Wilden, meines Wissens wenigstens, noch von Niemand ist geliefert worden. Was aber die Knochen von Steeten anbelangt, so wäre es jedenfalls wünschenswerth, dass Maass und Beständigkeit des behaupteten Unterschiedes vom jetzigen Europäer durch vergleichende Messungen festgestellt würde. Wie wenig in solchen Dingen auf den blossen Augenschein zu geben ist, geht schon daraus hervor, dass SCHAAFFHAUSEN dem ungleich markiger und auffälliger gestalteten Grosszehengelenke des Gorilla eine »fast kuglige« Fläche zuschreibt, während sie doch, wie wir gesehen haben, einen ganz andern, nämlich den cylindrischen Typus besitzt. — Jedenfalls enthält die Angabe SCHAAFFHAUSEN's an alle diejenigen, die in der Lage sind, ihr Folge zu leisten, die Aufforderung, das bezügliche Material einmal einer gründlichen Prüfung zu unterziehen und so die schon mehrfach aufgestellte Behauptung von der abweichenden Form des Grosszehengelenkes bei niederen Menschenracen zum Range einer fest begründeten anatomischen Thatsache zu erheben oder aber sie endgültig zu beseitigen.

# Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbelthiere.

Von

**C. Gegenbaur.**

Die Scheidung des Darmcanals in mehrere grössere Abschnitte ist bei den Wirbelthieren in ähnlicher Weise wie bei der Mehrzahl der Wirbellosen ausführbar, und seit langem haben die durch RATHKE eingeführten Begriffe eines Vorder- oder Munddarmes, eines Mitteldarmes und eines Enddarmes sich einzubürgern begonnen. Ebenso ist die erste dieser Strecken als den Oesophagus und Magen umfassend angenommen, und das Bestehen dieser Abschnitte gilt allen Wirbelthieren gemeinsam. Der Besitz eines Magens wird als ein allgemeines Verhalten betrachtet, so dass jene anderen Zustände, in denen dieser Theil nicht unterscheidbar ist, wie Ausnahmen von der Regel gelten, wenn sie überhaupt einer Beachtung gewürdigt wurden. Obgleich also diese Befunde eher das Schicksal des Uebersehenwerdens getroffen hat, als eine genauere Prüfung, scheinen sie mir doch einer näheren Untersuchung werth, da sie als Stützpuncte für eine richtige Auffassung der ausgebildeten Zustände dieser Theile dienen können. Für die Beurtheilung der Grenze der fraglichen Abschnitte wird, abgesehen von anderen, eine Scheidung vom Mitteldarm darstellenden Einrichtungen, die Verbindung der Leber mit dem Mitteldarm betrachtet werden dürfen. Es wird unbestritten bleiben, dass die Leber nicht an beliebiger Stelle sich aus der gemeinsamen Darmanlage sondert, dass vielmehr jene Stelle eine durch die Reihe der Wirbelthiere gleiche ist, dass demnach auch die spätere Mündung der Leberausführwege an gleicher Stelle statthat. Diese Stelle ist der Anfang des Mitteldarms. Ein Magen wird also

nur vor jener Mündung gesucht werden dürfen. Nehmen wir bezüglich dieser Befunde Umschau im Bereiche der niederen Vertebraten, so treffen wir in einer nicht geringen Anzahl auf Zustände, die von den als Regel angenommenen im höchsten Maasse abweichen. Sie begegnen uns schon bei Amphioxus. Wenn der nach vorn gerichtete, die Leber repräsentirende Blindsack in den Anfang des Mitteldarms mündet, so ist die den Vorderdarm darstellende, zwischen dem Hinterende der Kiemenhöhle und jener Mündung liegende Darmstrecke, eine überaus kurze. Sie kann weder als Oesophagus noch als Magen bezeichnet werden, weil der eine Theil den andern voraussetzt, ist also ein noch ganz indifferenter Vorderdarm. Ebenso kann ich mich bei den Cyclostomen auf bekannte Verhältnisse beziehen. J. Müller sagt von Myxine[1]: »der Darmcanal zeigt keine Abtheilungen, weder Magen, noch Dünn- und Dickdarm, sondern verläuft von gleicher ansehnlicher Weite bis zum After, am Gekröse befestigt.« »Die Gallenblase liegt zwischen beiden Lebern — nimmt aus jeder Leber einen Gallengang auf, über und unter dem Abgange des Blasenganges, dieser mündet in den Anfang des Darmes«. Aehnliche Mündungsverhältnisse der Gallenausführwege bestehen bei Petromyzon. Auch hier ist ein kurzer indifferenter Vorderdarm vorhanden wie zuerst Langerhans[2] auf Grund der Mündung des Gallenganges richtig hervorgehoben hat. Auch bei den Gnathostomen sind solche Verhältnisse verbreitet, und zwar in sehr divergenten Abtheilungen. Ein Magen fehlt den Dipnoïs. Von Lepidosiren sagt Hyrtl[3]: »Eine eigentliche Magenerweiterung des Verdauungscanals existirt nicht, der Oesophagus geht, ohne an Durchmesser zuzunehmen in den Darm über. Diese Uebergangsstelle ist durch eine Pylorusklappe bezeichnet«. Die vor der Pylorusklappe gelegene, als Magen gedeutete Strecke ist zwar etwas länger als der Vorderdarm der Cyclostomen, immerhin aber von beachtenswerther Kürze. Protopterus besitzt nach Owen[4] ein ähnliches Verhalten, aber der ganz gerade verlaufende Vorderdarm zerfällt in zwei Abschnitte, der vordere, engere, entspricht einem Oesophagus, der hintere ist erweitert, birnförmig gestaltet, und repräsentirt eine sich differenzirende Ma-

[1] Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Abh. d. Berl. Akad. Schluss der vergl. Anat. der Myxinoiden. pag. 3.

[2] Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg 1873. pag. 41.

[3] Abhandl. der k. böhm. Ges. d. Wiss. 3. Reihe. Bd. III. 1845. p. 629.

[4] Transact. Linn. Soc. Vol. XVIII. pag. 342.

genbildung. Auch bei Ceratodus ist nach Günther[1] die dem Vorderdarm zukommende Strecke eine ausnehmend kurze, wenn auch hier der Magen gegen den Oesophagus durch grössere Weite unterschieden ist. Bei Chimären ist gleichfalls kein Magen differenzirt. Nach Leydig[2] sind die drei Abschnitte des Darmes jedoch durch die Structur der Wandungen scharf gesondert und der engere Munddarm ist durch quergestreifte Muskulatur ausgezeichnet. Im »Mitteldarm, der dem Magen- und Dünndarm entspricht, liegt die Spiralklappe«. Da der Ductus choledochus vor der Spiralklappe in den Darm mündet, wird der Magen nicht an dieser Strecke zu suchen sein. Durch eigene Untersuchung habe ich mich davon überzeugt, dass jener erste Abschnitt einen nicht differenzirten Vorderdarm vorstellt.

Unter den Teleostiern besteht die Indifferenz des Vorderdarms in nicht geringer Verbreitung. Ich habe in dieser Beziehung auf die ausgedehnten Angaben Rathke's[3] zu verweisen. Er sagt: »der Munddarm sondert sich, in den höheren Wirbelthieren in drei, von einander sehr verschiedene Unterabtheilungen, nämlich in den Schlundkopf, die Speiseröhre und den Magen. Derselbe Fall tritt auch bei manchen Fischen ein: Bei andern dagegen erfolgt keine solche Sonderung, vielmehr bleibt bei ihnen der Munddarm höchst einfach, und lässt sich nur mit demjenigen Theile vergleichen, welcher bei den höheren Wirbelthieren den Schlundkopf ausmacht.« Nur allein aus dem Schlundkopf besteht der Munddarm bei den Syngantheen und den Crenilabren, desgleichen bei Gobius melanostomus, Blennius sanguinolentus, Cyprinus Barbus, Cypr. chrysoprasius und Atherina Boyeri. Bei allen diesen Fischen erscheint er als ein einfacher, gerader von vorn nach hinten mässig verengter, im Ganzen nur mässig weiter und nur sehr kurzer Gang, der nach seiner ganzen Länge von einem Ringmuskel umgeben ist. Dicht hinter ihm mündet sich der Ausführgang der Gallenwege. Zwischen ihm und dem folgenden Darmstücke bemerkt man meistens eine von der Schleimhaut gebildete, mehr oder weniger deutlich entwickelte Klappe —«. Die Zahl der Fische mit einer solchen Indifferenz des Vorderdarms, denn so wird das von Rathke beschriebene Verhalten gedeutet wer-

[1] Philos. Transact. 1871. pag. 544.

[2] Arch. f. Anat. u. Phys. 1851. pag. 259. Vergl. auch Stannius Zoot. d. Fische. pag. 193.

[3] Ueber den Darmcanal etc. der Fische. Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig. I. 111. 1824. pag. 12 und Arch. f. Anat. und Physiol. 1837. pag. 336.

den müssen, könnte in Folge inzwischen bekannt gewordener zahlreicher Untersuchungen über Anatomie der Fische leicht vermehrt werden. Es können aber die angeführten Thatsachen genügen, um das verbreitete Bestehen einer Indifferenz des Vorderdarms hervorzuheben. Diese Erscheinung ist also von Amphioxus an bei Cyclostomen, Dipnoï, Chimära und Teleostiern vorhanden. Wir werden sie als einen niederen Befund beurtheilen, der nicht blos durch das Nichtgesondertsein der aus dem Vorderdarm entstehenden Abschnitte, sondern auch durch bedeutende Kürze des gesammten Vorderdarms sich auszeichnet. An diesen Befund knüpfen sich höchst wichtige physiologische Verhältnisse. Wie schon Rathke[1] bemerkt, »muss der ganze Process der Verdauung von dem eigentlichen Darme, dem Mitteldarm, vermittelt werden, der im Verhältniss zum Schlundkopf ziemlich weit beginnt«. Derselbe Autor fand wirklich nicht selten unverdaute Ingesta im Mitteldarm, wie Crustaceen und kleinere Fische. Eine hier dem Mitteldarm zukommende Function wird also in den höhern, differenzirtern Zuständen auf eine vor dem Mitteldarm befindliche Darmstrecke übertragen, die aus dem Vorderdarm sich sondert.

Die allmälige Sonderung eines als »Magen« erscheinenden Abschnittes aus dem ursprünglich kurzen Vorderdarm hat in ihren einzelnen Stadien Repräsentanten unter den Fischen. Wie schon bei den Dipnoïs Protopterus gegen Lepidosiren einen Fortschritt der Entwickelung in dem Beginn der Bildung eines Magens zeigt, so ist auch bei vielen Teleostiern ein solcher Zustand wahrzunehmen. Ich verweise auf die schon citirten Abhandlungen Rathke's. Die beginnende Differenzirung leitet allmälig in den ausgebildeten Zustand über. Wir sehen so einen Vorgang in seinen einzelnen Stadien in verschiedenen Formen ausgeprägt. Indem wir diese vergleichend beurtheilen, werden jene Befunde, in welchen noch kein Magen besteht, als die indifferenten gelten und dadurch als die primitiveren gedeutet werden dürfen. Es ist von Wichtigkeit, dass wir solche Befunde in weit von einander getrennten Abtheilungen der niederen Wirbelthiere verbreitet antreffen. Dadurch erscheint der Zustand als ein ursprünglicher, denn es wäre verkehrt anzunehmen, dass er für die verschiedenen Abtheilungen aus den differenzirtern entstand, also eine Rückbildung vorstellte. Dieser Annahme widerspricht auch die Thatsache, dass der Anlage des Magens überall ein Zustand vorausgeht, in welchem der Magen noch durch eine indifferente Strecke repräsentirt wird. Ist somit die Vorstellung begründet, dass wir es in dem einen Falle mit einem

[1] Arch. f. Anat. u. Phys. 1837. pag. 337.

differenzirten, im andern Falle mit einem indifferenten Zustand zu thun haben, wobei letzterem der erstere als Ausgangspunct dient, so wird nach den Causalmomenten gefragt werden dürfen, welche die Sonderung veranlassen. Man wird nicht irre gehen, wenn man diese in der aufgenommenen Nahrung sucht, wobei sowohl der Qualität wie der Quantität eine Bedeutung zukommt. Für das Moment der Erweiterung der vor dem Mitteldarm befindlichen Strecke wird massenhaft aufgenommene Nahrung ebenso wirksam sein, wie für die Ausdehnung des Magens nach hinten zu, wobei er unter allmäliger Erwerbung eines Blindsackes eine Retortenform annimmt. Dafür finden sich wieder einzelne Stadien unter den Teleostiern repräsentirt. Sehr verständlich erscheinen diese von mechanischen Wirkungen der aufgenommenen Nahrung ableitbaren Verhältnisse am Darme der Selachier und Ganoiden. Man bemerkt hier noch ein für das Verständniss der Genese des Magens wichtiges Verhalten im Bestehen des sogenannten Pylorusrohrs. Der Magen bildet eine caudalwärts gerichtete Schlinge, deren Scheitel dem Magenblindsacke entspricht. Der eine Schenkel der Schlinge setzt sich in den Oesophagus fort, und ist der erweiterte Theil des Magens, der andere Schenkel bleibt in der Regel enger und verläuft nach vorn zu. Es ist das Pylorusrohr. Vorn biegt von ihm der wieder caudalwärts gerichtete Mitteldarm (Spiraldarm) ab. Das Pylorusrohr bildet mit letzterem wieder eine Schlinge, deren Scheitel jedoch vorwärts sieht. An diesem Scheitel, oder nicht weit davon tritt der Ductus choledochus zum Anfange des Mitteldarms. Diese Einrichtung wiederholt sich mit grösseren oder geringeren Modificationen bei vielen Teleostiern. Sie erscheint in dieser Verbreitung als eine gemeinsam ererbte, und kann aus der Entstehung des Magens aus einer unansehnlichen Vorderdarmstrecke durch Erweiterung und Auswachsen in die Länge sowie aus den Beziehungen zur Leber abgeleitet werden. Aus den oben dargelegten Thatsachen geht hervor, dass die Leber ein älteres Organ ist als der Magen. Sie ist bei allen jenen niederen Wirbelthieren, die noch keine Andeutung eines Magens besitzen, hochgradig entfaltet. Vermöge ihrer Entstehung aus einem, wegen der sehr geringen Länge des Vorderdarms weit vorn liegenden Abschnitte des Mitteldarms, am vordersten Ende der Leibeshöhle, findet sie sich mit diesem in Zusammenhang. Der Peritonealüberzug geht von hier aus auf sie über, befestigt sie hier. Nicht minder ist die zum Sinus venosus des Herzens tretende Lebervene von Bedeutung. Auch dadurch werden nähere Beziehungen zu

vorn liegenden Organen gegeben, und eine engere Verbindung mit diesen bedingt. Nach hinten zu bestehen Zusammenhänge mit dem Darm, durch Pfortader und Ductus choledochus. Dadurch wird vorwiegend der Anfang des Mitteldarms an die Leber fixirt. Denkt man sich nun an das Bestehen des geschilderten niedersten Zustandes des Vorderdarms anknüpfend, die allmälige Ausbildung des letzteren zugleich mit einer Sonderung in Magen und Schlund, so muss unter der Wirkung der vorerwähnten Verbindung der Leber, die Magengestaltung genau in der Weise erfolgen, wie wir sie bei Selachiern etc. realisirt sehen. Der Anfang des Mitteldarms bleibt durch die Beziehungen zur Leber fixirt und der caudalwärts auswachsende Magen muss mit seinem Abschnitte wieder nach vorne umbiegen um in den Mitteldarm überzugehen. Damit wäre der Einfluss der Leber auf die Gestaltung des Magens demonstrirbar. Die Bedingungen dieses Einflusses liegen aber in der Genese der Leber zu einer Zeit, da noch kein Magen different war, denn nur dadurch ist die vordere Peritonealverbindung der Leber verständlich.

Diese Verhältnisse sind noch nach einer andern Seite von grösster Bedeutung. Der Vorderdarm erscheint in seinem primitivsten Verhalten als eine blosse Communication der Kiemenhöhle mit dem Mitteldarm. Ingesta verweilen nicht in ihm, sie passiren ihn nur. Den eigentlichen Darm stellt der Mitteldarm vor, welcher die Verdauung leistet. Jener Vorderdarmstrecke kommt somit eine sehr untergeordnete Function zu. Man kann sie ebensogut zur Kiemenhöhle rechnen, von der sie ohnehin nicht scharf abgesetzt ist. Mit Bezug auf die Cyclostomen habe ich selbstverständlich nur die niedersten Befunde im Sinne. Dass der indifferente Vorderdarm als Passage zwischen Kiemenhöhle und Mitteldarm mehr zu letzterem gehört, wird auch durch die Innervation begründet, die vom Vagus geschieht. Der Vorderdarm bewahrt diese Beziehung auch in seinem ausgebildeten, differenzirten Zustande, und so erklärt sich das sonst ganz unverständliche Verhalten des N. vagus zum Magen.

Damit knüpfen sich diese Bemerkungen an die Darstellung[1] ergänzend an, die ich vor sieben Jahren bezüglich der Kopfnerven gegeben, und reihen sich zunächst an die, welche ich später[2] über den R. intestinalis nervi vagi geäussert habe.

Heidelberg, Juli 1877.

[1] Jenaische Zeitschrift. Bd. VI. pag. 497.

[2] Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere III. Leipzig 1872. pag. 272. Anm.

# Kleinere Mittheilungen.

## Nachträgliche Bemerkungen zu meiner Arbeit über das Kopfskelet der Urodelen.

Von

**Dr. R. Wiedersheim,**

a. o. Professor und Prosector zu Freiburg i. Br.

---

In meiner Monographie über Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus beschrieb ich an dem erstgenannten Molch und den einheimischen Tritonen einen Canal an der vorderen Augenhöhlenwand. Derselbe liegt in der Naht zwischen Os maxillare und lacrimale (fronto-lacrimale, praefrontale) und stellt so eine Communication zwischen Cavum orbitale und nasale her. In ihm eingebettet liegt der Ramus nasalis Trigemini, ein Gefäss und der Ausführungsgang einer Drüse, die ich damals (1875) mit der »hinteren Nasendrüse« der Ophidier parallelisiren zu können glaubte.

In einem späteren Aufsatz: »Ueber die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien« etc. Z. f. w. Z. XXVII hatte ich Gelegenheit, specieller auf die Sache einzugehen und konnte das in Frage stehende Drüsenorgan bei einer ganzen Reihe von Urodelen constatiren, ohne dass es mir jedoch gelungen wäre, über den Ausführungsgang vollkommen in's Klare zu kommen. Ich warf damals die Frage auf, ob es sich nicht vielleicht um die HARDER'sche Drüse handeln könne?

Von diesem Gedanken aber kam ich wieder zurück, wie ich bei einer grösseren Anzahl von Urodelen anlässlich meiner Studien über das Kopfskelet den s. Z. bei Salamandrina persp. aufgefundenen Drüsenausführungsgang in seinem Zug zum Cavum nasale aufs deutlichste zu constatiren vermochte. Ich stellte nun für die Drüse den — allerdings unpassenden — Namen Gl. lacrimalis auf und nannte den Communicationsweg zwischen den beiden Höhlen den Ductus naso-lacrimalis.

Nun erschien in Heft 4 Bd. II dieser Zeitschrift die schöne Arbeit BORN's »über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien«, worin letzterer pag. 629 mit folgenden Worten beschrieben ist: »Der Thränencanal schlägt sich von der Einmündungsstelle in die Nasenhöhle aus um eine Einbiegung am vorderen Rande der Knorpelplatte, die durch Verschmelzung der beiden Spangen, welche vorn in der Decke und im Boden laufen, gebildet wird, herum und zieht von da nach hinten zuerst zwischen der knorpeligen Seitenwand, die daselbst etwas eingebogen ist, und dem Maxillare, tritt in die Naht zwischen Maxillare und Lacrimale (s. Fig. 29 *Th*), dann in dieses selbst ein, zerfällt im Lacrimale meist schon in zwei Aeste, verlässt diesen Knochen noch vor seinem Augenhöhlenrand und mündet zweigetheilt im inneren Augenwinkel aus«.

Diese Stelle und namentlich die Worte: »tritt in die Naht zwischen

Maxillare und Lacrimale«, die ich — ich gebe das gern zu — vielleicht zu flüchtig gelesen hatte, legten mir den Gedanken nahe, es möchte sich bei dem von Born aufgefundenen Thränennasengang um den von mir bei Salamandrina persp. nachgewiesenen Canal handeln. Da letzterer in jener Arbeit nirgends erwähnt ist, so meinte ich annehmen zu müssen, Born habe meine damalige Schilderung ganz übersehen, und dass mich dies nicht sehr angenehm berührte, liegt auf der Hand.

So machte ich denn in meiner jüngsten Arbeit über den Urodelenschädel noch einmal speciell auf diesen Punct aufmerksam und fügte pag. 149 die Bemerkung bei: »ich hebe dies deshalb ausdrücklich hervor, da Born l. c. diese Stelle meines Aufsatzes übersehen zu haben und sich als den ersten Entdecker des Thränennasenganges zu betrachten scheint«.

Bei einer kürzlich erfolgten persönlichen Begegnung entspann sich zwischen uns Beiden hierüber natürlicherweise eine lebhafte Discussion und es zeigte sich, dass ich Born gänzlich missverstanden hatte. Ich sah meinen Irrthum sofort ein und sprach das auch ganz offen aus, indem ich die Versicherung beifügte, dass ich nicht anstehen würde, denselben so bald als möglich wieder gut zu machen.

Dies soll nun hiermit geschehen und zugleich spreche ich Born meinen herzlichsten Dank öffentlich dafür aus, dass er mir in so liebenswürdiger Weise verschiedene Serien prächtiger, gerade dieses Thema behandelnder Präparate zum Geschenk gemacht hat. An denselben lässt sich auf's Deutlichste erkennen, dass der von Born beschriebene Canal der wirkliche Thränennasengang und dass die von mir beschriebene Drüse im vorderen Orbitalraum mit ihrem in die Nasenhöhle sich einsenkenden Ausführungsgang keineswegs im Sinn einer Glandula lacrimalis, sondern doch wie ich anfangs annahm, als Analogon der hinteren Nasendrüse der Ophidier aufzufassen ist.

Die von mir auf dem Präfrontale I und II der verschiedensten Urodelen (Amblystoma, Salamandra, Ranodon etc.) in meiner letzten Arbeit über das Kopfskelet eingezeichnete Oeffnung entspricht nach Born's brieflicher Mittheilung der Austrittsstelle seines Thränennasenganges. Mir selbst war dieselbe in dieser Bedeutung dunkel geblieben, dagegen konnte ich deutlich einen Drüsenschlauch von der Haut dort eindringen und im Cavum nasale verschwinden sehen. Jener entstammte einem direct unter der Haut gelegenen Drüsenknäuel, kann also keines Falles mit einem Thränennasengang identisch sein, wenn er auch denselben Weg im Knochen benützt, wie letzterer.

Dieser Weg resp. der eingelagerte Drüsenschlauch war mir schon vor dem Erscheinen des Born'schen Aufsatzes bekannt und ich habe ihn, freilich ohne an einen dabei in Betracht kommenden Ductus naso-lacrimalis zu denken, auf pag. 11 meiner Abhandlung über die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien bei vier Salamander-Arten deutlich genug beschrieben.

Ich war somit bei Aufsuchung des Thränennasenganges bei meinen jüngsten Studien über diesen Gegenstand auf falscher Fährte und kann nur meine Freude darüber aussprechen, nun eines Besseren belehrt worden zu sein.

# Sind die Segmentalorgane der Anneliden homolog mit denen der Wirbelthiere?

## Eine Erwiderung an Herrn Dr. Fürbringer

von

**C. Semper.**

Die grundlegende Hypothese meiner Wirbelwurmtheorie ist kürzlich von Herrn Dr. FÜRBRINGER[1] in diesen Blättern besprochen und kritisirt worden. Eine kurze Antwort auf seine Einwände wird, denke ich, hier ihren passendsten Platz finden und mir wohl auch erlaubt sein.

Zunächst möchte ich bemerken, dass ich nicht — wie dies aus FÜRBRINGER's unten wörtlich wiedergegebenem Satz[2] hervorzugehen scheint — die Hypothese durch sich selbst zu beweisen versucht habe; ebensowenig wurde sie von mir als Theorie, sondern immer nur als Hypothese, freilich aber als beweisbare, behandelt. Dagegen sah ich sie allerdings gleich anfangs und sehe sie auch jetzt noch als hypothetische Grundlage einer Theorie an, insofern sie mich darauf führte, die Wirbelthiere von Anneliden-ähnlichen Thieren abzuleiten

---

[1]) M. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Dieses Jahrbuch Bd. IV. 1878. pag. 1—112.

[2]) FÜRBRINGER, l. c. pag. 101: »Ganz abweichend verhält sich die Urniere der Urodelen .... deren Canälchen von Anfang an ..... dysmetamer entstehen.«

»Diese Abweichung ist von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Beurtheilung einer damit zusammenhängenden Frage. Ich meine die von SEMPER und BALFOUR betonte Homologie der Urniere der Vertebraten mit den Segmentalorganen der Anneliden«.

Dann folgt eine längere Auseinandersetzung und endlich pag. 104 folgender Satz:

»Mit dieser Ausführung glaube ich gezeigt zu haben, dass es sich bezüglich des SEMPER-BALFOUR'schen Vergleichs zunächst um nichts weiter als um eine Hypothese handelt. Ich erkenne das Verdienstvolle .....; indessen muss ich Einsprache dagegen erheben, wenn diese Hypothese als wirklicher Beweis für die Homologie der Segmentalorgane der Anneliden und der Urniere der Vertebraten aufgeführt wird«.

Hiermit wird dann ein doppeltes Citat aus meinen Arbeiten mit genauer Seitenangabe verbunden; wer diese Citate nicht nachschlägt, wird also meinen müssen, ich hätte die Hypothese durch sich selbst beweisen wollen. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Auch verändert FÜRBRINGER meine Hypothese etwas; ich habe nicht Urniere mit Segmentalorganen schlechthin homologisirt, sondern Theile der letzteren mit Theilen der ersteren. Die Richtigkeit der Hypothese habe ich zu beweisen versucht, indem ich dieser Theile Identität in Bau, Lagerung und Entstehung nachzuweisen und die direct oder indirect dagegen sprechenden Argumente zu entkräften mich bemühte. Ich hielt diesen Versuch für gelungen und thue dies auch jetzt noch; aber es ist eben ein Versuch und als solcher, wie ursprünglich jede Homologisirung, eine Hypothese oder basirt auf eine solche; was ausdrücklich zu betonen ich freilich für überflüssig hielt.

— obgleich nicht in der Dohrn'schen Weise — und im Verfolg dieses Gedankens zu einem Versuch brachte, die typische Identität im Bau und Entwicklung dieser beiden Thiergruppen auch im Einzelnen nachzuweisen. Und ich glaube in der That behaupten zu dürfen, dass dieser letztere den Namen einer Theorie viel besser verdient, als die entgegenstehende der Ascidienverwandtschaft oder gar die Kohlenstofftheorie.

Ueber die Frage indessen, ob der Versuch gelungen sei — welche selbstverständlich, wie jede neue Theorie selbst, einstweilen discutirbar bleibt — will ich heute nicht mit Fürbringer in Discussion eintreten. Es scheint mir dies einstweilen überflüssig zu sein. Wichtiger ist der Versuch auf 3 ganz präcise Einwendungen Fürbringer's zu antworten, da ich sie wohl als die allein noch zu machenden betrachten darf, und deren Widerlegung demzufolge auch als ein Beweis für die Richtigkeit jener meiner Anschauung wird gelten können — soweit überhaupt in der Zoologie ein solcher für nicht direct beobachtbare Vorgänge oder Hypothesen zu bringen sein wird.

Ich wende mich gleich zur Besprechung des ersten von Fürbringer gemachten Einwandes: dass die Segmentalorgane der Wirbelthiere so lange nicht als solche zu gelten hätten, als nicht die primäre Abweichung von der segmentalen Entstehung bei Salamandra endgültig aufgeklärt wäre.

Dieser erste Einwand scheint mir die Frage gar nicht zu tangiren. Bei der Mehrzahl der hierauf untersuchten Wirbelthiere entstehen die Urniereneinsenkungen streng segmental; auch bei einigen Amphibien thun sie dies (Coecilien); und selbst da, wo gleich anfänglich mehr Segmentalorgane als Ursegmente vorkommen, entstehen sie nach Spengel's Untersuchungen häufig, wenn auch nicht immer, als Multipla der Zahl der letzteren, in 2, 3 oder 4fach so grosser Zahl. Dies ist vollkommen analog dem Vorkommen von je zwei Gliedmassenpaaren an jedem Körpersegmente eines chilognaten Myriapoden. Obgleich auch dies letztere Factum noch nicht erklärt worden ist, hat meines Wissens bis jetzt doch noch Niemand dies als einen Grund gegen die Homologie ihrer Körpersegmente und Beine mit denen der Chilopoden aufgeführt. Ein specieller, wenn auch noch so abweichender und einstweilen unerklärlicher Fall kann nie als Argument gegen einen allgemeineren Satz angeführt werden. Die segmentale Entstehung der Segmentalorgane bei Wirbelthieren ist der allgemeinere Fall; einmal weil er bei den meisten bisher untersuchten Amnioten und Anamnia nachgewiesen ist; dann weil er in beiden Gruppen vorzugsweise typisch entwickelt bei jenen Ordnungen vorkommt, durch welche die anderen zu erklären sind (Selachier und Reptilien); und endlich weil durch ihn eben jene gesuchte hypothetische Brücke zu segmentirten Wirbellosen geschlagen wird. Oder sollte man vielleicht annehmen wollen, dass der bei einigen Amphibien vorliegende Fall nicht segmentaler Entstehung der primitive und aus ihm erst jener andere abgeleitet worden sei? Das kann nach Fürbringer's Worten allerdings nicht die Meinung meines Opponenten sein. Ausserdem gäbe es noch eine dritte Möglichkeit, die der polyphyletischen Abstammung. Dann aber bliebe für die Fälle streng segmentaler Bildungsweise der Urniereneinsenkungen meine Hypothese vollständig zu Recht bestehen, während die nicht segmentale Entstehungsweise erst noch zu erklären wäre. Nur wenn man solche polyphyletische Abstammung der Segmentalorgane bei Wirbelthieren abweist, und zugleich ihr nicht segmentales (dysmetameres) Auftreten als den primären Zustand betrachtet, können diese Einzelfälle bei Amphibien als Argumente gegen meine

Anschauung benutzt werden. Wo sind dann aber irgendwo bei Wirbellosen oder selbst nur bei dem unglückseligen Amphioxus Organe nachzuweisen, welche auch nur als schattenhafteste Vorläufer der nicht segmentalen Urnierenschläuche bei Amphibien anzusehen wären? Ich kenne keine. So lange diese nun nicht gefunden sind, kann ich FÜRBRINGER's von der Urodelenniere hergenommenen Einwand auch nicht als stichhaltig gelten lassen; wollte man dies doch thun, so würde man damit bekennen, dass eine Ableitung der Urniere der Wirbelthiere von Organen wirbelloser Thiere unmöglich sei. Andrerseits muss ich festhalten, dass durch meine Hypothese allein bis jetzt eine solche Verknüpfung möglich gemacht wird.

FÜRBRINGER's dritter Einwand vermischt physiologische und morphologische Gründe, da er ausspricht, dass nur dann die Homologie der Segmentalorgane bei Wirbelthieren und Anneliden anzunehmen sei, wenn für beide die functionsfähige Existenz ohne die ausführenden Abschnitte bei erwachsenen Thieren nachzuweisen wäre. Die Berechtigung zu dieser Forderung kann ich nicht zugestehen, wenigstens nicht unbedingt. Soll damit gesagt werden, dass die Existenz der Segmentalorgane als Organe ohne Ausführgänge und doch als functionsfähige Excretionsorgane von mir nachgewiesen werden müsse, so gebe ich natürlich ohne Umschweife zu, dass solches unmöglich sein dürfte, jetzt und immer. Aber warum sollen sie nicht auf noch einfachere Theile bei Thieren, die niedriger stehen als Anneliden, oder auf embryonale Organe zurückführbar sein? Wir wissen, dass alle Organe sich allmälig unter Functionssonderung aus sogenannten einfachen Theilen entwickeln; aber es will mir scheinen, als ob sich allmälig die Ansicht vorbereitet, dass diese einfacheren Theile wohl oft morphologisch einfach erscheinen, doch aber immer physiologisch ungemein complicirt und selbst auch mitunter recht mannigfaltig gebaut sein mögen. Die bis jetzt bekannten Uebergangsformen sind immer Collectivtypen, welche bei dem Individuum schon ganz Heterogenes in sich vereinigen. Oder mit andern Worten: ein dem Bau nach scheinbar einfaches Organ enthält die noch von einander ungetrennten Elemente für mehrere Functionen (und dem entsprechend auch neue Organe) schon in sich — wie z. B. in der einfachen Zelle des Infusoriums sich alle Lebenserscheinungen neben oder nach einander abspielen —; wenn diese Elemente sich sondern, so entstehen mehrere ganz verschiedene Organe, die trotzdem in jenem ersten wohl der Anlage nach, aber doch nicht als gesondert für sich functionirende Organe zu erkennen waren. So auch mögen die primitivsten Segmentalorgane Theile eines solchen Collectivorgans gewesen sein. Ich muss ferner meine Ansicht festhalten, dass die Verbindung des Drüsentheils der Segmentalorgane mit andern von ihnen typisch verschiedenen Theilen — mögen diese auch jenen erst durch die Verbindung die Functionsfähigkeit geben — nicht gegen die Homologie jener ersten bei den zwei Thiergruppen spricht, und ich muss, trotz FÜRBRINGER's Widerrede, das alte Beispiel des Hodens als beweiskräftig aufrecht erhalten. Denn es scheint mir in der That vollständig einerlei zu sein, ob bei den Hoden dieser eine im Stande ist, sein Sperma in die Leibeshöhle zu entleeren oder der andere dazu besonderer dünner Ausführgänge bedarf; auch im ersteren Falle sind die Abdominalporen nöthig und ohne solche ausführende, enge oder weite Wege (Leibeshöhle und Poren oder Samenleiter) wäre der Begriff »Hoden« so wenig realisirt, wie der Begriff »Excretionsorgan« ohne Verbindung der drüsigen Theile mit Gängen.

Natürlich aber erzeugt die Homologisirung der excretorischen Theile der Segmentalorgane bei Würmern und Wirbelthieren gleich die weiter zurückgreifende Frage, aus welchen einfachsten Theilen der Ursegmente jene denn entstanden sein mögen. Aus der momentan bestehenden Unmöglichkeit solche Anfänge jetzt schon nachzuweisen, folgt aber noch durchaus nicht, dass die weiter vorwärts liegende Hypothese unrichtig sei. Je mehr Thatsachen der Entwicklung und des Baues ausgebildeter Formen bei Wirbelthieren, Anneliden und Arthropoden sich durch Annahme jener Hypothese in Verbindung bringen lassen — und deren ist jetzt schon eine ganz erhebliche Zahl — um so wahrscheinlicher wird sie selbst; und daran ändert die weiter zurückgreifende Frage, auf welche einfachen Theile in den Ursegmenten denn jene Segmentalorgane zurückzuführen sein werden, gar nichts.

Mit Rücksicht endlich auf den zweiten Einwand, dass meine Hypothese erst dann als bewiesen anzusehen sei, wenn »die principielle Differenz zwischen ausführenden Abschnitten der Segmentalorgane und zwischen Urnierengang in genügender Weise aufgelöst sein würde«, will ich gleich bemerken, dass ich an die Möglichkeit solcher Auflösung nicht glaube, wenn damit eine Identificirung beider verlangt sein soll. Ich habe von Anfang an daran festgehalten, dass Segmentalorgane und Urnierengang nicht mit einander homolog sein könnten, und diese meine Auffassung in der Discussion mit Balfour in ganz ähnlicher Weise vertheidigt, wie dies jetzt auch Fürbringer thut. Aber solche principielle Differenz könnte auch in anderer Weise beseitigt werden, indem man nämlich zeigte, dass derselbe Gegensatz auch schon bei jenen Thieren bestehe, mit welchen nach meiner Ansicht die Wirbelthiere am nächsten verwandt sind, also bei den Anneliden. Ueber diesen Punct habe ich mich allerdings bisher nie sonderlich eingehend geäussert, doch aber, wie ich glaube, hinlänglich klar um keinen Zweifel über meine Meinung bestehen zu lassen; und ich befinde mich, wie ich sehe, mit Fürbringer in dieser Beziehung in wenigstens theilweisem Einverständniss. Auch für mich ist der Urnierengang der Wirbelthiere ein Organ, welches morphologisch den einfachen Excretionsorganen der unsegmentirten Plattwürmer oder der Trochosphaera entspricht, während echte Segmentalorgane nur bei Thieren zu finden sind, welche sich secundär in einer Trocho- oder Atremasphaera durch Bildung eines sich segmentirenden Keimstreifens entwickeln. Nun behauptet zwar Fürbringer, dass das einfache (ungegliederte F.) Excretionsorgan den Anneliden fehle. Freilich ist es, soweit wir bis jetzt wissen, noch nicht bei ihnen im ausgebildeten Zustand nachgewiesen. Aber einmal sind hierüber die Acten doch wohl noch nicht geschlossen. Wir wissen, dass das einfache Excretionsorgan der niederen Thiere in sehr verschiedenen Formen besteht; es ist bald mit der Cloake verbunden (Rotatoria), bald mündet es für sich am Hinterende in einem einfachen Porus aus, bald in zwei seitlichen, die hinten, in der Mitte oder ganz weit vorn liegen. Bei Anneliden aber gibt es am Vorderende Drüsen, über deren Entstehung man nichts weiss, und die vielleicht — ich betone dies Wort — auf solche weit nach vorn gerückte einfache Excretionsorgane der Trochosphaeralarve zurückzuführen sein werden. Zweitens aber sind bei den Trochosphaeren der Hirudineen derartige einfache Excretionsorgane oder ihnen homologe Theile vorhanden, die früher als der Keimstreif auftreten: es sind die schleifenförmigen Canäle der Hirudineenembryonen. Allerdings sagt Leuckart, sie bildeten beim Blutegel drei Paare. Aber bei Nephelis habe ich mich eingehend mit ihnen beschäftigt

und mich überzeugt, dass nur ein Paar stark in Schleifen gewundener Canäle existirt; bei Robin finde ich auch nur ein Paar und Huxley ist, wie er mir in einer jüngst gehabten Unterredung versicherte, genau zu demselben Resultate gekommen. Wie dies mit der Leuckart'schen Beobachtung in Einklang zu bringen sein wird, ist natürlich ohne erneute Untersuchung der Entwicklung des medicinischen Blutegels nicht zu sagen. Aber die Hypothese, dass diese embryonalen Organe der Blutegel mit den beständigen einfachen Excretionsorganen der Rotatorien, Trematoden und Cestoden, dann mit den vergänglichen Urnieren der Molluskenembryonen und endlich mit dem primären Urnierengang der Vertebraten, welcher von dem späteren segmentirten Thier annectirt wird, homolog seien, glaube ich so lange festhalten zu müssen, bis nicht ihre Haltlosigkeit durch Incongruenz der daraus sich ergebenden Nothwendigkeiten mit den wirklichen durch Beobachtung festgestellten Thatsachen sicher nachgewiesen wäre. Ich finde, dass dabei die ungezwungene Erklärung mancher — natürlich aber nicht aller — sich ergebenden Fragen gefunden wird; und dass durch eine neue Ansicht noch nicht jede Folgerung aus ihr gleich nach ihrem Auftreten durch Beobachtung als richtig zu erweisen ist, beweist meines Erachtens noch durchaus nicht, dass jene Ansicht selbst falsch sein müsse.

Selbstverständlich aber gebe ich zu, dass ich diese Hypothese von dem Gegensatz der Segmentalorgane und der einfachen Excretionscanäle und der Identität dieser letzteren mit den Urnierengängen der Wirbelthiere, sowie die andere von der Homologie der echten Segmentalorgane (d. h. ihres drüsigen Theils) für discutirbar, aber freilich auch beweisbar halte. Thäte ich dies nicht, so würde ich sie beide als Thatsachen hingestellt, und die Sätze der mit ihnen verbundenen Wirbelwurm- und Trochosphaerentheorie als Gesetze bezeichnet haben. Das habe ich unterlassen.

Wohl aber muss ich nun zum Schluss noch einmal wiederholen, dass mir durch beide, so innig zusammenhängende Theorien eine viel innigere Verknüpfung zwischen den Wirbelthieren und den meisten Wirbellosen jetzt schon aufgedeckt zu sein scheint — trotz der Kürze ihres bisherigen Lebens —, als ich sie in der viel älteren Ascidientheorie gegeben sehe. Als diese auftauchte, war ich, wie Jeder wohl, gleich bereit sie anzunehmen; und ich habe mich durch Jahre hindurch redlich, aber leider immer vergeblich, bemüht, ihre Lebensfähigkeit als »Arbeitshypothese« zu erproben, indem ich durch sie auch die verbindenden Glieder zwischen den einzelnen Organen der Wirbelthiere und Wirbellosen aufzudecken versuchte. Sie war hübsch, diese Hypothese; aber ich gestehe ehrlich, dass ich nichts mit ihr anzufangen weiss; sie bringt nicht weiter. Die von mir aufgestellte Theorie — oder besser gesagt, die alte Geoffroy'sche Ansicht in der neuen Fassung, die ich ihr gegeben — hat dagegen, wie mir scheint, bereits eine Menge von Beziehungen zwischen den verschiedensten Organsystemen der Wirbellosen und Wirbelthiere aufgedeckt, welche in keiner Weise von jener Ascidientheorie hätten gefunden werden können. Ich meinerseits halte an meiner Theorie — oder meinetwegen, wenn man so lieber will, auch nur Hypothese — fest, da sie mich seit 1874 bedeutend gefördert hat und noch mehr zu fördern verspricht. Sie ist mir ein wohl erprobtes sicheres Arbeitsinstrument geworden. Ihre Lebensfähigkeit scheint mir erwiesen zu sein.

Aber ich freue mich lebhaft zu gleicher Zeit, dass man sie nicht jetzt schon zur alternden Matrone macht, was geschähe, wenn man sie ohne Kritik an-

nähme, und auf ihren fruchtbaren Schooss unbedacht alle Kinder der Beobachtung zurückführen wollte. Ich freue mich, dass man ihr Zeit lässt zum Wachsen und dass man ihre Kraft stählt, indem ihr eine ältere gegenüber gestellt wird, welche in der nicht zu verachtenden Rüstung der Anerkennung durch viel gelesene erprobte Lehrbücher und tüchtige Arbeiter und mit der zweischneidigen Waffe der Bewunderung durch die urtheilslose Menge einherschreitet. In diesem Kampfe, so hoffe ich, wird sie ein gesundes und an lebensfähigen Früchten reiches Alter gewinnen; wollte man sie jetzt schon auf den Thron zu eitler selbstgefälliger Ruhe erheben, so dürften ihrem Schoosse, fürchte ich, viele faulende, unreife Früchte entfallen. Im Widerstreit der Kräfte allein liegt Leben; Ruhe birgt den Tod.

---

**Muskelepithelien bei Anthozoën.** Vorläufige Mittheilung von Dr. O. Kling.

Bei Untersuchungen an Lucernarien, die ausführlicher veröffentlicht werden sollen, hatte ich meine Aufmerksamkeit auch der Frage nach den Neuromuskelepithelien zugewendet. Eine Ausdehnung der Untersuchung über andere Cölenteraten-Abtheilungen lieferte mir Ergebnisse, welchen zufolge ich die seit der epochemachenden Untersuchung KLEINENBERG's über Hydra zuerst bekannt gewordenen und dann von verschiedenen Forschern auch bei andern Gruppen gefundenen contractilen Fortsätze der Ectodermzellen auch bei den Anthozoen weit verbreitet sind. Durch dieses Resultat angeregt dehnte ich meine Untersuchung auch auf diejenigen Muskelfasern aus, welche an der einen Seite der Stützlamelle, d. h. an der dem Entoderm zugekehrten Seite derselben sich bei verschiedenen Corallen finden. Es stellte sich dabei heraus, dass auch diese contractilen Fasern Fortsätze der Zellen sind, welche aber nicht dem Ectoderm angehören. Dieser Nachweis gelang mir bei den Tentakeln von Actinia equina und an den Polypen von Muricia.

Bei Actinia equina ist das Muskelepithel am besten an den Tentakeln zu sehen. Um es darzustellen spritzte ich eine lebende in Seewasser befindliche und vollständig ausgestreckte Actinia mit Osmium aus, und fertigte unter Glycerin mit der Scheere Quer- und Längsschnitte. Diese zeigten deutlich den Zusammenhang der Entodermzellen mit den Ringmuskelfasern, was durch Zerzupfen und Maceration noch genauer bestätigt wurde. Bei Muricia erscheint derjenige Theil der Polypenwand zur Untersuchung am meisten geeignet, welcher eine alle Hartgebilde entbehrende Zone etwas innerhalb des Ursprungs der Tentakeln bildet. Derselbe besitzt unterhalb der hyalinen Substanz (Stützlamelle) eine einfache Ringfaserschicht, welcher die Entodermzellen aufliegen. Zerzupft man diesen Theil, so sieht man deutlich, dass die Elemente der Ringmuskeln weiter nichts als Fortsätze der Entodermzellen sind, so dass hier jede Möglichkeit, dass die isolirten Muskelepithelzellen dem Ectoderm angehören könnten, ausgeschlossen bleibt.

Durch die Bedeutung, welche dem Vorkommen von Muskelepithelien (»Neuromuskel«) sowohl im Ectoderm, als auch im Entoderm der Anthozoen für die Genese der Complication des Mesoderms sowohl wie für viele andere hier einschlägige Fragen zukommt, wurde ich zu vorliegender kurzer Mittheilung veranlasst. Eine ausführliche Beschreibung der hier kurz angeführten Thatsachen beabsichtige ich in einer eingehenden Darstellung bei verschiedenen Gruppen der Corallen zu geben.

---

**Grenacher, H.** Untersuchungen über das Arthropoden-Auge. Im Auszuge mitgetheilt. Beilageheft zu den klin. Monatsblättern für Augenheilkunde. (Mai-Heft. XV. Jahrgang. Rostock 1877.)

Der Inhalt dieser eine vorläufige Mittheilung vorstellende Schrift umfasst einen der bedeutendsten Fortschritte in der Erkenntniss des Sehorgans, und ergänzt damit mehrere, für die Gesammtheit der Arthropoden vorzüglich durch Leydig's vielseitige und ausgedehnte Untersuchungen gewonnenen Erfahrungen. Verfasser geht vom Baue des einfachen Auges aus, an welchem wesentlich die Hypodermschicht und deren chitinisirte Cuticula betheiligt ist. Das Auge erscheint als eine Differenzirung jener Schicht, deren den Grund des Auges einnehmende Zellen die Retina bilden. Die nach aussen daranstossenden bilden hinter der Cornealinse vortretend, den Glaskörper und weiter nach aussen, in der Continuität des vorhergehenden wie des benachbarten Hypoderms, folgen pigmenthaltige Zellen. An den Retinazellen sind stäbchenartige Gebilde differenzirt. Man wird durch diese Gebilde an die von Leydig in vielen Sinnesapparaten entdeckten »Stiftchen« erinnert. So bei den Insectenlarven. Im Auge der Spinnen und den einfachen Augen der Insecten-Imagines ist hinter der Cornealinse und vor den Stäbchen der Retinazellen eine Zellenschicht, den Glaskörper repräsentirend, vorhanden, so dass wir uns das hier zum Auge verwendete Hypoderm zweischichtig vorstellen können.

Im zusammengesetzten Auge ist diese zweifache Schicht wieder erkennbar. Jeder einzelnen Facette der Hornhaut entspricht in beiden Schichten eine Summe von Elementen. Die der Retina sind immer in Mehrzahl vorhanden. Meist sieben Zellen sind zu einer »Retinula« vereinigt. Jede Zelle der Retinula differenzirt ein Stäbchen, das entweder discret bleibt (Diptera nomocera) oder mit einander verschmilzt. Das Product dieses Vorganges ist der Sehstab, das »Rhabdom« (Mehrzahl der Insecten und Crustaceen). Auch die Glaskörperschicht des Auges zeigt höchst bemerkenswerthe Modificationen.

Ihre Elemente (Krystallzellen) persistiren zu vieren, nur von Pigmentzellen umgeben, bei den oben erwähnten Dipteren (Acone-Augen). Bei den Diptera brachycera dagegen ist hinter der Cornealinse ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum vorhanden, hinter welchem erst die Krystallzellen liegen (Pseudocone-Augen). Endlich treffen sich bei den übrigen Insecten hinter der Cornealinse an der Stelle der Krystallzellen die bekannten Krystallkegel (Eucone-Augen). Diese Krystallkegel sind als Differenzirungsproducte der Krystallzellen anzusehen, deren Kerne noch in Resten sich vorfinden.

Indem das Rhabdom im zusammengesetzten Auge sich aus einer Summe einzelner Zellen ableitet, die auch discret, jede mit einem Stäbchen versehen bestehen können (Retinula), kann das zusammengesetzte Auge aus einer Summe einfacher abgeleitet werden. Die hierher bezüglichen Angaben früherer Forscher erhalten eine glänzende Bestätigung. Hierher gehört vorzüglich die von Leydig an einem Prionus gemachte Beobachtung, welche das zusammengesetzte Auge dieses Käfers als aus einer Anzahl einfacher bestehend nachwies. Die Vergleichung der Elemente dieser beiden so different erscheinenden Sehorgane ist jetzt mit Sicherheit durchführbar. Das Auge ist hier eben nicht ein ursprünglich einheitliches Gebilde, sondern ein Aggregat von solchen in denen die Anzahl der constituirenden Elemente sich ebenso vermindert hat, wie die Zahl der primitiven Augen sich vermehrt. Auch über die functionellen Beziehungen erhalten wir Mittheilungen, die vielleicht durch neuerlich von O. Schmidt (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX) erhobene Einwendungen Modification erfahren dürften. Immerhin bleibt der morphologische Gewinn dadurch ungemindert, und es würde die Morphologie des Arthropoden-Auges zu einer Art Abschluss gelangen, wenn auch für die Sehorgane niederer Crustaceen z.B. den Copepoden (Corycaeiden) eine ähnliche Darstellung der Genese würde gegeben werden. C. G.

# Studien über die Innervation der Haarbälge der Hausthiere.

Von

Dr. med. **Robert Bonnet,**
Prosector an der Thierarzneischule zu München.

Mit Tafel XVII—XIX.

Als ich daran ging, die Anordnung und Endigung der sensiblen Nerven in den Haarbälgen zu untersuchen, leitete mich weniger die Hoffnung die Fülle der vorhandenen Angaben mit vielen neuen Thatsachen vermehren zu können, als vielmehr der Wunsch das reichlich vorhandene Material einer kritischen Sichtung zu unterwerfen, um Irriges, wenn möglich, endgültig auszumerzen, factisch Vorhandenes aber bestätigen zu können.

Nur eine flüchtige Beschäftigung mit der schon vorliegenden, zum Theil den bewährtesten Federn entstammenden reichhaltigen Literatur liess erkennen, dass die Untersuchung bei der grossen Complicirtheit des Baues der kleinen Fühlapparate keine geringen Schwierigkeiten zu überwinden haben würde. Zugleich ergab sich, dass die Nervenenden in den schwellkörperhaltigen Bälgen der grossen Spürhaare in den verschiedensten Regionen der Haarhüllen gesucht und gefunden worden waren. Bei den schwellkörperlosen Bälgen schien hinsichtlich des Ortes der Endigung grössere Uebereinstimmung zu herrschen. Bei beiden Arten aber war eine Einigung über die Anordnung der Terminalapparate, sowie die Art der Enden noch keineswegs erreicht worden, ein Umstand wohl bedingt durch die untersuchte Thierart, die angewandte Methode und grössere oder geringere Geschicklichkeit des Untersuchers. So durfte man es bei dem heuti-

gen Standpunkt der Dinge fast als Geschmackssache betrachten, ob man, wenn nicht eigene Untersuchungen nach einer oder der anderen Richtung hindrängten, sich für diese oder jene Art der Endigung zu entscheiden für gut fand. Die auf den ersten Blick geradezu frappante Vielseitigkeit von Angaben erklärt sich sehr leicht durch den Umstand, dass die Auffassung unserer Nervenenden fast stetig beeinflusst war von den Schwankungen, welche unsere Kenntniss der Hautnerven erfuhr. Viele Forscher hatten, wie später gezeigt werden wird, erst eingehend die Innervation der Haut untersucht und hierbei gewonnene Resultate auf homologe Theile der Haarhüllen übertragen. Bis zur Stunde aber ist die Frage über die Enden der sensiblen Hautnerven bei der grossen Ausbeute conträrer Angaben noch keineswegs als abgeschlossen zu betrachten und brauche ich als beweisend für diese Behauptung nur auf die noch herrschende Controverse, ob das Ende frei zwischen dem Epithel oder frei zwischen den Zellen der Terminalapparate oder in denselben selbst zu suchen sei, hinzuweisen. Da es nun in vorliegender Arbeit absolut nothwendig war, auch die Innervation dieses Organs einigermassen zu berücksichtigen, so hoffte ich ihr eine weitere, vielleicht nicht ganz unwichtige Seite abgewinnen zu können.

Die mannigfachen Widersprüche, welche in den Angaben über die Endigungen sensibler Nerven überhaupt vorliegen, zeigen uns wie weit wir trotz aller angewandten Mühe noch von einer allgemein als gültig anerkannten Deutung entfernt sind. Da nun aus mehrfachen Gründen anzunehmen sein dürfte, dass eine solch enorme Mannigfaltigkeit von Endigungen, wie sie im Allgemeinen als freie Enden, Endknospen, Tastzellen, Tastzellenkolben, Tastkolben, Tastkörperchen und geschlossene Terminalnetze angegeben werden, wenigstens in einem und demselben Organe, z. B. der Haut, in Wahrheit doch wohl kaum zur Erreichung eines und desselben Zweckes bei denselben Thierarten sich vorfinde, so ist eine Arbeit, die angesichts dieser Verhältnisse von dem eingangserwähnten Gesichtspunkte ausgeht, vielleicht ebenso berechtigt, als eine an neuen Thatsachen reiche Abhandlung.

Ich wählte zu meiner Untersuchung die Hausthiere, einmal, da sie mir reichliches und hinreichend frisches Material in Aussicht stellten, dann auch, weil ich die Untersuchung auf mehrere Arten und Ordnungen der Säugethiere ausbreiten wollte. Ferner aber war nur so eine Controle der schon vorhandenen Arbeiten, welche theils nur ein Thier, theils mehrere ins Bereich ihrer Untersuchung ge-

zogen hatten, möglich, da gerade in dem von mir gesteckten Rahmen sich die meisten der schon untersuchten Thiere wieder vorfanden.

Ich untersuchte die Haarbälge des Pferdes, Schafes, Rindes, des Hundes und der Katze, des Schweines und zweier sich selbst zu unsern Hausthieren rechnender Schmarotzer, der Ratte und der Maus.

Von der inzwischen stets fortschreitenden histologischen Technik mir Vortheile versprechend, auf welche manche der früheren Beobachter hatten verzichten müssen, hoffte ich zugleich durch die Anwendung aller bisher benutzter Methoden, differente Angaben vielleicht auf ein einheitliches Factum zurükführen zu können, eine Hoffnung, die sich wenigstens theilweise bestätigt hat.

Es musste mir zunächst daran liegen, den anatomischen Nachweis für die allbekannte physiologische Thatsache, von der man sich leicht an sich selbst überzeugen kann, zu führen, dass jedes Haar mit seinen Hüllen ein Fühlorgan darstellt. Die bisherigen Arbeiten haben nämlich nur die Haarbälge bestimmter Körperstellen und bei bestimmten Thieren auf ihre Innervation untersucht und dieselbe dort oft sehr stark entwickelt gefunden. Es hatte sich in Folge dessen die Anschauung befestigt, dass man diese Stellen mit einem besonderen Tastvermögen ausgestattet betrachten müsse, das ihnen gerade durch die dort befindlichen, reichlich innervirten Bälge grösserer oder kleinerer Haare vermittelt würde. Man hat diese dann Tasthaare genannt und sie von den gewöhnlichen Haaren des Thierkörpers durch anatomische Eigenthümlichkeiten, aus welchen sich gerechtfertigte Schlüsse auf ihre physiologische Function ergaben, unterschieden. Dies geschah namentlich bei den fast bei allen Säugern sich findenden mehr oder minder stark entwickelten und in wechselnder Anzahl vorhandenen Borsten an der Schnauze, den Wangen, dem Kinn und den Augenlidern, die man als Tast-, Spür- oder Fühlhaare bezeichnete und ihnen in Folge mancherlei Eigenthümlichkeiten eine ganz besondere Feinheit der Tastempfindung zuerkannte. Durch diese Bezeichnungen wurde nun wieder die Präcision des Begriffs »Tasthaar« im anatomischen Sinne verwischt, indem man im letzteren Fall ein Haar mit schwellkörperhaltigem Balg, das andere Mal ein gewöhnliches mit nur, wie es schien, reichlicher innervirtem Balge im Auge hatte.

Die grossen eben beschriebenen Haare grenzen sich aber in der That durch mancherlei Eigenthümlichkeiten, so durch ihre Grösse, die starke Entwicklung ihrer einen Blutsinus einschliessenden Bälge, der bei manchen Thieren in einen oberen Abschnitt, Ringsinus, und

in einen unteren, spongiösen Körper, zerfällt, sowie durch ihren eigenthümlichen willkürlichen Muskelapparat und ihren enormen Nervenreichthum auf den ersten Blick sehr scharf von den übrigen Haaren ab.

Bei genauerer Betrachtung verwischt sich jedoch die durch diese bisher als Unterschied angeführten Eigenthümlichkeiten gezogene Grenze mehr und mehr. So ist ihre Grösse nur ein relatives Unterscheidungszeichen. Während sie z. B. allerdings bei Katze, Ratte, Maus, Kaninchen, kurzhaarigen Hunden alle übrigen Haare des Balges überwiegt, wird sie z. B. beim Pferde durch die Länge der Mähnen und Schweifhaare übertroffen.

Die Entwicklung der Bälge aber zeigt eine grosse Reihe von Entwicklungsformen derselben beim kleinsten Wollhaar bis zu den stärkeren Borsten und auch eine willkürliche Muskulatur lässt sich an einer grossen Reihe von Haaren, so z. B. an der Schnauze aller Thiere nachweisen. Mit dem Nachweis einer Innervation von wechselnder Stärke an *jedem* Haar wird ferner die Präcision dieser Unterscheidungszeichen noch hinfälliger. Die aus anatomischen Thatsachen gezogene physiologische Bezeichnung »Tasten« muss erst noch genauer gerechtfertigt werden und so bliebe nur ein allerdings hinreichend unterscheidendes Merkmal, der Schwellkörper des Balges. Ich möchte sie deshalb mit dem Namen der *schwellkörperhaltigen Haarbälge* bezeichnen. Durch die Constanz ihres Standortes an Ober- und Unterlippe, Kinn, Wange, Augenlidern und, wie Dietl für Wiesel und Eichhörnchen gezeigt hat, an der Streckseite des Ellenbogens, wäre auch eine Bezeichnung wie Schnauz-, Wangen-, Lid- oder Ellenbogenborsten gerechtfertigt, bei der man sich dann an die sonstigen Eigenthümlichkeiten ihrer Bälge erinnern könnte.

Meine Untersuchung gliedert sich danach in zwei natürliche Abtheilungen:

I. die Innervation schwellkörperloser und

II. die Innervation schwellkörperhaltiger Haarbälge.

## I. Die Innervation schwellkörperloser Haarbälge.

Zunächst ergab sich die Frage: Lässt sich für alle blutsinuslosen Haarbälge eine Innervation nachweisen, welche Anordnung besitzt sie, und ist diese letztere an allen Haaren aller Thiere constant oder unterliegt sie an bestimmten Bälgen oder bei bestimmten Thieren gewissen Variationen?

Wenden wir uns zunächst zur vorliegenden Literatur. In den Lehrbüchern der Histologie von Kölliker 1867, Stricker, Bisiadecki 1871, Frey 1876, Krause 1876 finden sich mehr oder weniger rudimentäre Angaben über spärliche hie und da sich theilende Nerven in der Faserhaut des Balges, dann dass äusserst reiche Mengen von Nerven in der Umgebung der Papille und äusseren Balglage, entweder im Haarbalggrunde zwischen den Zellen der äusseren Wurzelscheide oder bis dicht an ihre Zellen verfolgt worden seien. Da und dort wird auch ein Nervenring erwähnt, der unter den Talgdrüsen gelegen bald aus blassen bald aus markhaltigen Fasern besteht, bald wieder völlig geläugnet wird. Diese Angaben beziehen sich meist auf menschliche Haarbälge. Genauere Details finden sich über bestimmte Regionen des Thierkörpers.

So beschreibt Schöbl[1] im Fledermausflügel die Nervenanordnung in der Weise, dass zu jedem Balge der kleinen Härchen Stämmchen aus einem sehr entwickelten Hautgeflecht heraintreten und unter den Talgdrüsen einen blassen Nervenring um die Haartasche bilden, von welchem aus Fasern zu einem tannenzapfenähnlichen, im Grunde des Haarbalges gelegenen nervösen Terminalkörper nach abwärts ziehen sollten.

Im selben Jahre schilderte Eberth[2] in den Haarbälgen des Kaninchens einzelne Fasern, welche mit den von Langerhans[3] hie und da in der äusseren Wurzelscheide der Menschenhaare nachgewiesenen Körperchen in Verbindung treten sollten.

Während dann Boll[4] die Schöbl'schen Angaben bestätigte, gelangte Beil[5] nur theilweise zu denselben Resultaten. Er beschreibt nämlich am Haartaschenhals der Maus einen Nervenring, von dem aus nur einige marklose Fasern in die Höhe liefen, deren Ende unermittelt blieb. Bei der Fledermaus sollten feine marklose Aestchen meist oberhalb, seltener in gleicher Höhe mit den Talgdrüsen sich verschlingen und im Haarbalge verlieren. Nur einmal will er ein dem Schöbl'schen Wurzelzellkörperchen entsprechendes Gebilde gesehen haben, zu dem zwei Fasern herab-

---

[1]) Archiv f. mikr. Anat. 1870.

[2]) Im selben Bande derselben Zeitschrift.

[3]) Virchow's Archiv. Bd. 44.

[4]) Centralblatt f. med. Wissenschaften 1871, No. 34.

[5]) Ueber die Nervenendigungen an den Tasthaaren einiger Säugethiere. Inaug.-Diss. Göttingen. 1871.

zogen. Dann hatte Schöbl[1]) eine seine erste Arbeit bestätigende Anordnung im äusseren Ohr der Mäuse und des Igels gefunden. Eine inzwischen mit Stieda entbrannte Polemik[2]) führte ihn jedoch dazu, seinen Wurzelzellkörper in Nervenknäuel umzutaufen.

In seiner letzten Arbeit: »Ueber die Tasthaare der Igelschnauze«[3]) gab auch der Nervenknäuel sein Dasein auf. Wurzelzellkörper und Nervenknäuel wurden nämlich inzwischen durch Stieda und Jobert[4]) als Keime junger Haare entlarvt. Dem Nervenring allein blieb seine Existenz gesichert. Er wurde als Endapparat bezeichnet, aber seiner nach abwärts ziehenden Fasern beraubt, die als Bänder, Längsfalten, der Glashaut erklärt wurden. Mit dieser letzteren stehe der Nervenring in directer Verbindung. Doch findet sich in dieser Abhandlung Schöbl's die bemerkenswerthe Angabe von zahlreichen Uebergangsformen sowohl im anatomischen Bau der Bälge als hinsichtlich des Nervenreichthums der schwellkörperhaltigen Haarbälge zu den schwellkörperlosen, ein Verhalten, das bisher nicht beobachtet worden war.

Der Nervenring nun, den Stieda nicht weiter erwähnt, wird von Jobert in seiner eben angeführten Abhandlung für die Haare des Fledermausflügels und die Schnauzhaare einiger Thiere bestätigt und ihre Innervation in folgender Weise geschildert:

»Die Nerven kommen zu den kleinen Schnauzhaaren meist von zwei Seiten her und zwar unter den Talgdrüsen. Der Follikel ist hier ausgebaucht und hyalin und man beobachtet an ihm lange verschwommene Kerne sehr dicht neben einander. Eine Art »anneau fibreux« existirt also an dieser Stelle. Hier treten die Nerven heran, theilen sich, ihre Röhren umkreisen den Follikel theilweise, treten hier durch (wodurch?) und verlieren ihr Mark, indem sie gegen die Glashaut zustreben. Bei ihrem Durchtritt bieten sie das Aussehen undeutlicher Kerne.«

Eine weitere Arbeit desselben Forschers[5]) weist nach, dass alle

---

[1]) Archiv f. mikr. Anat. Bd. 7.

[2]) Stieda, Ueber die angeblichen Terminalkörper an den Haaren einiger Säuger. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 8 und Zur Kritik der Schöbl'schen Untersuchungen der Haare ebenda Bd. 9. Im selben Werke finden sich auch Schöbl's Entgegnungen.

[3]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9.

[4]) Etudes d'anat. compar. sur les organes du toucher chez divers Mammifères etc. Anat. des sciences naturelles V. Serie Zoolog. T. XVI. Art. No. 5. 1872.

[5]) Comptes rendus Avril 1874. No. 15. Recherches sur les organes tactiles.

Schwanzhaare der Ratte als Tastorgane zu betrachten seien, da ihre Bälge in folgender Weise innervirt würden:

»Die Nerven setzen sich immer unter den Talgdrüsen mit dem Follikel in Verbindung. In dieser Gegend findet sich ein anneau dermique, wo die Nerven durchtreten. Dieselben theilen sich, behalten ihr Myelin, das sie dann plötzlich verlieren, während die Achsencylinder allein ihren Verlauf beibehalten, um dann geradlinig aber etwas verbreitert fortzulaufen. Jobert konnte mit sehr starken Objectiven von Nachet sehen, dass einige in Form einer kleinen Anschwellung endeten. Häufig zeigen die Röhren im Augenblick des Durchtritts durch die Ringmasse an ihrer Theilungsstelle ein granulirtes Knöpfchen. Alle Schwanzhaare bieten diesen Zusammenhang mit Nerven.«

Während nun durch diese Arbeiten die Ohrmuschel, die Schnauze, der Fledermausflügel und der Schwanz mit schwellkörperlosen Tasthaaren ausgestattet worden waren, suchte Arnstein [1]) durch Untersuchung verschiedener Hautstellen ein und desselben Thieres (Maus) sich über Nervenvertheilung und Endigung klar zu werden und gelangte dabei zu folgenden Resultaten:

Jeder Haarbalg der Rückenhaut ist mit Nerven versorgt, die unter den Talgdrüsen in ihm verschwinden. Zu den Schwanzhaaren treten je zwei Stämmchen, die entweder gesondert entspringen, oder aus einem Strang, in welch letzterem Falle sich dann das gemeinsame Stämmchen in zwei Zweige theilt, die gesondert von verschiedenen Seiten an den Haarbalg treten. In der Höhe der Einmündung der Talgdrüsen sieht man die Nerven halbe Cirkeltouren beschreiben; gewöhnlich schneiden sie aber an der verengten Partie der Haartasche scharf ab, verlieren ihre Myelinscheide und sind nicht weiter zu verfolgen. Auch am Mäuseohr wird jedes Haar von Nerven versorgt und zwar im Gegensatze zu Schöbl nicht von einem, sondern immer von mehreren Stämmchen. Von einem Nervenring und Nervenknäuel findet sich keine Spur. Am Halse des Haarbalges schneiden die Fasern plötzlich scharf ab. Mit stärkerer Vergrösserung bemerkt man jedoch an der durchsichtigen Membran eine feine Strichelung, die am freien Rande beginnt und bis an den Hals der Haartasche zu verfolgen ist. Diese Striche laufen ohne Anastomosen stets parallel. Sie sind die aus der marklos ge-

[1]) Die Nerven der behaarten Haut. K. Akad. d. Wissensch. Bd. LXXIV. Abth. III. Octoberheft 1876.

wordenen Faser hervorgegangenen Achsencylinder, die an dieser Stelle sich vielfach theilend den Haarbalg durchsetzen und in senkrechtem parallelen Verlauf gegen die Glashaut ausstrahlen. Diese an der Glashaut frei endigenden Nervenfäden deutet Arnstein als specifische Tastnerven, ein weiteres intraepitheliales Nervennetz, das er zwischen den Zellen der äusseren Wurzelscheide und zwischen den Talgdrüsenzellen nachgewiesen haben will, bringt er mit den Netzen des Rete Malpighi unter einen Gesichtspunkt und fasst es als das Gemeingefühl vermittelnd auf.

Auch für den Fledermausflügel wird der Schöbl-Jobert'sche Nervenring geläugnet, nur eine oder die andere Faser beschreibe am Hals der Haartasche Spiraltouren.

Neben den eben angeführten neuen Details wird von Arnstein also der von Schöbl, Boll, Beil und Jobert behauptete Nervenring bestritten. Die Angaben dieses letzteren Forschers, in welchen derselbe einmal einen anneau fibreux, das andere Mal einen anneau dermique beschreibt, bedürfen bei der Unklarheit dieser Bezeichnungen wohl ebenfalls einer genaueren Controle. Es ist ferner auch in der Untersuchung Arnstein's in sofern eine Lücke, als mehrere behaarte Hautregionen nicht weiter beachtet wurden. So z. B. die Cilien der Augenlider, die Vibrissen der Nase und die Haare der Schnauze, von welch letzteren der Autor allerdings gleich eingangs eine besondere Abhandlung in Aussicht stellt. Doch betrachtet Verfasser, auf die angeführten Resultate gestützt, alle Haare des Thierkörpers als Tastorgane und hält sie für physiologisch gleichwerthig mit Tastkörperchen und Tastkolben, so dass sich diese Gebilde gegenseitig vertreten könnten.

Aus all diesen Arbeiten geht ferner hervor, dass sich die Verfasser derselben (Schöbl, Jobert) durch Untersuchungen an vorwiegend nächtlichen Thieren (Ratte, Maus, Fledermaus, Igel) an den Gedanken gewöhnten, dass gerade bei diesen Thieren die betreffenden Regionen den Sitz eines besonders ausgebildeten Gefühls darstellten, dessen andere vielleicht weniger sich zu erfreuen hätten.

Ich suchte deshalb einige von den Hausthieren noch ins Bereich dieser Untersuchung zu ziehen und zugleich auch den Nachweis einer Innervation der Körperstellen zu führen, die bisher als vernachlässigt zu betrachten waren. Eine Prüfung der sich als widersprechend angeführten Thatsachen ergab sich dann dabei von selbst.

Die Schwierigkeiten, die Haarbalginnervation bei einem und

demselben Thiere zu durchmustern, entspringen mancherlei Gründen, so theils der Dicke der Haut, die eine Darstellung von Flächenpräparaten sehr erschwert, dann dem dichten Haarwuchs und den eng gelagerten mehr oder minder entwickelten Talgdrüsen, Verhältnisse, welche eine gleichmässige Durchtränkung mit der Goldlösung sehr erschweren, hauptsächlich aber dem bei fast allen Thieren im Schleimnetz und selbst auch in der Cutis vorhandenen Pigmentreichthum. Albinotische Thiere würden sich demnach am besten zur Untersuchung eignen. Bei der Menge des nothwendigen Materials und der je nach der Thierart sehr grossen Seltenheit solcher Individuen aber ist deren Beschaffung nicht unter allen Verhältnissen möglich. So ergibt sich die Nothwendigkeit einer Combination der bei verschiedenen Thieren gewonnenen Resultate.

Zur Untersuchung der gewöhnlichen schwellkörperlosen Haarbälge wählte ich eine Stelle, deren besonderes Tastvermögen bisher noch nicht prononcirt worden war, nämlich die Haut an Vorder- und Hinterfuss der Ratte über den Pfoten, die mit dichten feinen Wollhärchen reichlich besetzt ist. Fertigt man nach Vergoldung feine Schnitte an, so überzeugt man sich leicht, dass sie einen ziemlichen aus dünnen markhaltigen Stämmchen bestehenden Nervenreichthum besitzt und leicht gelingt es, bald da bald dort Stämmchen von 3—6 Fasern den Haarbälgen zustreben und sich unter den Talgdrüsen in sie einsenken zu sehen. An dieser Stelle findet sich im Balge eine das Haar umfassende ringförmige Einschnürung, über und unter welcher die äussere Wurzelscheide sich dann wieder etwas verdickt. Die Glashaut überzieht diese Einschnürung in Form eines offenen Trichters mit nach aufwärts gerichteter Spitze. Diese Verhältnisse kann man leicht an parallel zur Haarachse geführten Schnitten studiren. An Flächenpräparaten durch diese Stelle sieht man nun das herantretende Stämmchen sich in der äusseren Balglage in die einzelnen Fasern zertheilen, die im Balge verlaufend 1—4 kreisförmige Touren um das Haar beschreiben. Sie sind noch deutlich markhaltig, verdicken sich hie und da, um wieder abzuschwellen und laufen schliesslich in äusserst feine Fädchen, die nackten Achsencylinder, aus, deren weiterer Verlauf unklar bleibt. Mehr nach einwärts und von diesen Spiral- oder Cirkelfasern umkreist, findet sich dann an Flächenschnitten in der Peripherie der äusseren Wurzelscheide, dicht an der Glashautcontour anlagernd, ein Kreis schwarzer in wechselnder Anzahl vorhandener Punkte, deren Werth durch parallel der Haarachse geführte Schnitte sofort deutlich wird. Dort ergibt sich nämlich,

dass diese Punkte, deren ich oft bis 40 zählen konnte, die Querschnitte paralleler Fasern sind, die, der Glashaut dicht anliegend, die Peripherie der äusseren Wurzelscheide in der genannten Einschnürung umgeben. Ein anderer Theil der zutretenden Fasern betheiligt sich nämlich nicht an der Bildung von Cirkeltouren, sondern biegt, an der Glashaut angekommen, nach aufwärts und verläuft eine kurze Strecke, mehr oder weniger geschlängelt, noch markhaltig nach aufwärts und löst sich, an der Einschnürungsstelle angekommen, mit plötzlichem Verluste seines Markes in einzelne feine schwarze Faden auf, die nackten Achsencylinder, die gerade und parallel verlaufend eben so lang sind, als der Glashauttrichter. Bei ihrem Verlaufe nach oben verdicken sie sich meist ein wenig und schneiden in der Höhe des peripheren Endes des Glashauttrichters ziemlich in gleicher Höhe scharf ab. Auf diese Weise entsteht ein Mantel paralleler lanzettförmig verdickter Terminalfasern um das Haar. Diese Anordnung findet sich an allen Haaren der genannten Hautstelle und wenn man sie nicht auf jedem Präparate an allen zu Gesicht bekommt, so liegt der Grund darin, dass nicht leicht alle Haare an derselben Stelle durch den Schnitt zu treffen sind und oft die Goldwirkung nicht überall die gleiche ist. Fast immer findet man aber da oder dort noch Stücke des nervösen Terminalapparates, wenn er durch die Talgdrüsen nicht gänzlich verdeckt ist.

Auch die Haarbälge des Mäuseschwanzes sind, wie die früheren Autoren angaben, sämmtlich innervirt. Leider hatte ich kein albinotisches Thier zur Verfügung und so störten die anwesenden Pigmentmassen etwas den klaren Einblick. Doch konnte ich die Jobert-Arnstein'schen Angaben im Ganzen bestätigen. Auch dort stimmt die Anordnung des nervösen Terminalapparates mit der oben gegebenen Schilderung, nur Jobert's anneau dermique blieb mir unklar. Auch Arnstein scheint ihn nicht gesehen zu haben, da er dessen keinerlei Erwähnung thut. Dagegen sieht man auch hier einzelne ringförmig verlaufende Fasern den Haarbalg umkreisen.

Einen weit grösseren Reichthum an Nerven zeigt die Haut des Ohrs (Ratte, Maus). Während ich hier hinsichtlich des gröberen Nervenverlaufs Arnstein's Angaben nur bestätigen kann, befinde ich mich hinsichtlich des Terminalapparates mit ihm in Widerspruch. An jedem Härchen des Mausohrs existirt nämlich ein Nervenring. Die Stämmchen treten meist von zwei Seiten, theils auch mit einzelnen Fasern über die Talgdrüsen von oben herab-

ziehend markhaltig zum Haarbalg. Unter den Talgdrüsen nun zeigt sich ausser der beschriebenen Anordnung des nervösen Endapparates eine bedeutendere Entwicklung der circulären Terminalfasern hinsichtlich ihrer Zahl. Dieselben liegen ausserhalb des geraden Terminalfasermantels und umkreisen ihn wie die Reife eines Fasses, dessen Dauben, als ein aus ca. 6 und mehr blassen feinen Fasern bestehender Ring. Dass Arnstein diesen Nervenring nicht zu Gesicht bekam, kann ich mir nur aus der Art seiner Präparate erklären. Er arbeitet nämlich meist an Flächenpräparaten und an ihnen kann man in der That den Ring leicht übersehen; ich sehe ihn übrigens auch aufs deutlichste an solchen. Zu bemerken ist noch, dass die geraden Terminalfasern, entsprechend der stets im Verhältniss zur Grösse des Haares stehenden Wurzelscheideneinschnürung, kürzer sind als an den bisher abgehandelten Haaren. Hinsichtlich der übrigen Verhältnisse verweise ich auf Arnstein's naturgetreue Abbildung und Beschreibung.

Als äusserst nervenreich erwies sich, wie zu erwarten, auch die mit feinen Borsten bestandene Auskleidung der Nasenlöcher (Pferd). Aus einem weitmaschigen aus gröberen Stämmchen bestehenden Plexus nimmt ein zweiter zarterer mehr superficiell gelegener seinen Ursprung, dessen Ausläufer der Hautoberfläche und den Bälgen der Vibrissen zustreben. Die Haarbalgeinschnürung unter den Talgdrüsen ist hier an den grösseren Haaren stark markirt, und leicht gelingt es den nervösen Terminalapparat an dieser Stelle mit all seinen einzelnen Abschnitten, den blassen Nervenring mit eingeschlossen, nachzuweisen. Ich habe mich hier an mehreren gelungenen Schnitten, an denen ich von den Maschen des superficiellen Plexus Stämmchen zu mehreren Haaren ausstrahlen sah, aufs deutlichste überzeugen können, dass jeder Haarbalg von Nerven versorgt wird.

Geradezu erstaunlich wird aber die Entwicklung des die Cilien der Augenlider (Pferd) versorgenden Nervengeflechtes. Die Stelle unter den Talgdrüsen erleidet an dieser Stelle eine Modification in ihrer Anordnung. In der Nähe der Talgdrüsen angekommen, schwillt nämlich die äussere Wurzelscheide etwas an, schnürt sich etwas ein und verjüngt sich kegelförmig nach der Peripherie zu. Die Einschnürung wird also an ihrem peripheren Ende nicht durch eine zweite Anschwellung begrenzt. Hinsichtlich der Glashautstructur verweise ich auf ihre detaillirte Beschreibung bei den Spürhaaren. Diese Stelle ist nun das rendez-vous von verschieden starken markhaltigen Nervenstämmchen, die theils von der Gegend über den Talgdrüsen

herabkommend, theils unter ihnen zum Haarbalg tretend sich zu einem reichen Flechtwerk zarter aber noch markhaltiger Fasern auflösen. Dies geschieht in folgender Weise. Ein Theil der Fasern umkreist markhaltig in circulären lockeren Touren in der äusseren Balglage gelegen das Haar. Ich habe deren bis 20 gezählt. Ausser diesem markhaltigen Faserring finden sich dann auch noch, namentlich mehr gegen die Peripherie hin, die blassen circulär verlaufenden Fasern, meist in grosser Anzahl den geraden Terminalfasermantel umspinnend. Ein anderer Theil wird zur Bildung des geraden Terminalfasermantels verwendet. Sie treten entweder in lockeren parallel der Haarachse gestellten Schlingen oder in einem mehr quer verlaufenden geschlängelten Flechtwerk an die Glashaut heran und lassen dann die aus ihnen hervorgegangenen sehr langen geraden Terminalfasern, deren ich ca. 14—25 auf einer Seite an Tangentialschnitten zählen konnte, in den Glashauttrichter ausstrahlen. Zugleich stehen diese geraden Terminalfasern nicht mehr völlig parallel der Haarachse, sondern convergiren entsprechend der Glashauttrichterform etwas gegen die Peripherie. Sie sind auch in der Mitte ihres Verlaufes etwas convex gegen das Haar zu eingebuchtet. Diese Haare lassen sich zur Untersuchung insofern sehr empfehlen, als dieselben weniger dicht stehen als an anderen Körperstellen, ein Umstand, der den Ueberblick und eine gleichmässige Durchtränkung mit Reagentien wesentlich erleichtert. Bei der starken Entwicklung der Nerven lassen sich auch die feineren Details viel leichter studiren als an den delicaten Präparaten des Mäuseohrs etc. Aehnliche Annehmlichkeiten bietet auch die behaarte Schnauze. Die Haut der Schnauze nimmt hinsichtlich ihres Nervenreichthums gewiss die erste Stelle unter den einzelnen Regionen der behaarten Haut des thierischen Körpers ein. Die Ausstrahlungen des kleinen Gänsefussgeflechtes an der Oberlippe und des ram. mentalis der Unterlippe streben theils als gröbere Bündel zu den Bälgen der schwellkörperhaltigen Haare, theils bilden sie einen weiteren feineren Plexus, aus welchem Stämmchen theils gegen die Hautoberfläche, theils gegen die schwellkörperlosen Haarbälge hin verlaufen. Ein grosser Theil derselben setzt sich ferner mit der dort befindlichen sehr complicirten Muskulatur in Verbindung und kann diese Stelle zum Studium der Endigung motorischer Nerven, namentlich bei der Ratte sehr empfohlen werden.

Zunächst sei Schöbl's Angabe (Igelschnauze) insofern bestätigt, als sich an dieser Stelle Hund, Katze, Rind, Pferd, Ratte, Schwein) in der That eine grosse Reihe von Uebergangsformen von den klein-

sten schwellkörperlosen Haarbälgen bis zu den grossen blutsinushaltigen nachweisen lässt, die alle einzelnen Theile des Balges von dem bekannten Bau gewöhnlicher Haare bis zu dem complicirten der im 2. Abschnitt geschilderten Spürhaare sich allmälig entwickeln lässt. Diese Entwicklungsreihe gilt auch für die Grösse der Haare selbst. Stets fand ich jedoch das Auftreten des Schwellkörpers ohne jede vermittelnde Uebergangsform. Es hatten kleine Haare schon einen ausgebildeten Schwellkörper, während von relativ grösseren keine Spuren derselben zu sehen waren. Ich bemerke gleich, dass keine Irrung durch Haarwechselerscheinungen möglich waren. Entsprechend diesen Verhältnissen wechselt die Einschnürungsstelle des Balges auch hier wieder unter der Einmündungsstelle der Talgdrüsen gelegen in ihrer Grösse, doch findet sich hier an ihrem peripheren Ende wieder eine kleine Verdickung, die, wie wir sahen, nur den Cilien fehlte.

Die Stämmchen treten meist von mehreren Seiten zu den Haarbälgen, theils unter den Talgdrüsen, theils zwischen denselben von oben her der Einschnürungsstelle zustrebend. Die weitere Vertheilung der markhaltigen Fasern geschieht nun ähnlich wie bei den Cilien, entweder durch Bildung von parallel zur Haarachse gestellten mehr oder weniger geschlängelten Schlingen mit unterer Convexität, aus deren rückläufigem plötzlich marklos gewordenen Schenkel die geraden Terminalfasern hervorgehen (Hund, Ratte, Katze). Oder die markhaltigen circulär verlaufenden Fasern biegen plötzlich nach aufwärts um, verlieren die Markscheide und theilen sich in die geraden Achsencylinder, während ein anderer Theil zur Bildung des an dieser Hautstelle höchst entwickelten circulären Faserrings verwendet wird.

Hervorzuheben ist ferner, dass die markhaltigen Fasern während ihres Verlaufs im Balge keineswegs überall gleiche Dicke haben, sondern plötzlich sich auf äusserst feine Fädchen verdünnend (Hund) dann wieder auf kurze Strecken knötchenartig anschwellen, um sich dann wieder zu verdünnen und dann meist aus einer knospenartig angeschwollenen oder plötzlich sich zuspitzenden Stelle die geraden oder circulären blassen Terminalfasern hervorgehen zu lassen.

Ich führe diese plötzlichen Verdünnungen auf Unterbrechungen der Markscheiden zurück; die Faser besteht an dieser Stelle allein aus dem Achsencylinder. Hinsichtlich der Zahl der geraden Terminalfasern, deren Länge stets von der Länge des Glashauttrichters

abhängig ist, ist zu bemerken, dass ich an Tangentialschnitten auf einer Hälfte des Haarbalges je nach der Grösse des Haares ca. 16—25 und mehr zählen konnte, die doppelte Anzahl würde also annähernd ihrer wirklichen Menge nahekommen.

Den blassen Terminalfaserring fand ich ebenfalls im Verhältniss zur Grösse des Haares aus je 10—30 Fasern sich zusammensetzend, deren Zahl sich am besten, wenn auch natürlich nur annäherungsweise aus den als schwarze Punkte nach auswärts von den geraden Fasern gelegenen Querschnitten sich berechnen lässt. Auch an der Schnauze erhält jeder Haarbalg seine eigene Innervation, wie man sich auf günstigen Schnitten überzeugen kann. An Stellen, wo dieser Nachweis nicht geführt werden kann, gelten die schon oben bei der Ratte angeführten Gründe für das scheinbare Fehlen der Nerven.

Aus alledem geht hervor, dass sowohl die markhaltigen Fasern, als auch die blassen geraden und circulären Terminalfasern constant an jedem Haare des Thierkörpers vorhanden in ihrer Zahl im geraden Verhältniss zur Grössenentwicklung der Haare stehen. Die Anordnung der markhaltigen Fasern ist weniger typisch an allen Haaren vorhanden.

Eine Controle dieser Befunde mit Osmiumsäure lässt die ganze Anordnung der markhaltigen Fasern, wie sie für die betreffenden Regionen beschrieben wurde, wiedererkennen. Der Glashauttrichter zeigt deutlich eine feine Längsstreifung, die sich mitunter als feine parallele Fältchen erkennen lässt, je nach der Schnittführung findet man aber auch an dieser Stelle quer verlaufende glänzende Fältchen, in die hinein ich an einem Präparate deutlich eine markhaltige Faser treten sehe, sie wird jedoch bald blass und entzieht sich jeder weiteren Beobachtung. Die meisten markhaltigen schneiden jedoch am centralen Rande des Glashauttrichters angekommen plötzlich scharf ab, ohne dass man eine Spur von geraden oder circulären Terminalfasern nachzuweisen im Stande wäre, die theils in den Längsfalten, theils in den Querfältchen der Glashaut verlaufen müssten. Diese Bilder bringen auch, wie mir scheint, einiges Licht in Jobert's anneau fibreux und dermique. Denn in der That wird durch diese Anordnung der Glashaut und die dicht daran verlaufenden Nerven eine Art glänzender faseriger Querstreifung hervorgebracht, zwischen der man zahlreiche helle glänzende, ovale Kerne eingebettet sieht. Alles zusammen erinnert an das bei der Wurzelscheidenanschwellung der schwellkörperhaltigen Bälge zu beschreibende Aussehen in hohem

Grade. Ich gestehe offen, dass die Osmiumsäurebehandlung nicht ausreicht, in dem Gewirr von Nerven, der Strichelung der Glashaut und den hellen Kernen zurechtzufinden. Doch glaube ich, dass diese kernartigen Gebilde, die oft einen zarten mattgrauen Inhalt bergen, und die von Jobert an der Durchtrittsstelle des Nerven erwähnten noyaux renflés ein und dasselbe sind. Doch konnte nie zweifellos ein Zusammenhang dieser Kerne mit der Nervenfaser constatirt werden. Dann und wann mag Jobert auch eine der erwähnten Anschwellungen einer markhaltigen Faser für deren Ende genommen haben. Eine Endigung der Nerven oder ihren weiteren Verlauf mit dieser Methode nachzuweisen, gelang mir nicht.

An Goldpräparaten ist die Sache viel übersichtlicher; aus dem blassröthlichen oder weissen glasig gequollenen Gewebe, an dem fast alle Details verwischt sind, treten jedesmal nur die Nerven haarscharf hervor, und ich muss demnach die Terminalfäden als nackte Achsencylinder auffassen, wie es auch Arnstein thut, welche von Osmium nicht gefärbt werden.

Gegen den Einwand, dass diese Terminalfasern — gerade wie circuläre — allenfalls Goldniederschläge in den Glashautfältchen sein könnten, mache ich nur geltend, dass man stets ihren Zusammenhang mit markhaltigen Nervenfasern nachzuweisen im Stande ist, und dass ferner derartige Niederschläge doch kaum mit solch typischer Präcision nicht nur an Haaren ein und derselben Region bei einem Thiere, sondern bei allen Haaren aller von mir untersuchten Thiere wiederkehren können.

Es ergeben sich aus diesen Befunden folgende Schlusssätze:

1) Alle schwellkörperlosen Haarbälge der untersuchten Thiere besitzen einen nervösen Terminalapparat, der bei allen Haaren an derselben Stelle und nach dem gleichen Princip angeordnet ist, und nur hinsichtlich seiner Grössenentwicklung und der Zahl der ihn constituirenden Fasern je nach der Grösse des Haares schwankt.

Derselbe setzt sich zusammen

a) aus einem Abschnitt markhaltiger Fasern, der entweder aus längsverlaufenden Schlingen oder Cirkeltouren um den Balg — dicht an der Glashaut gelegen — oder aus einer Combination beider besteht. Und

b) aus den marklosen Ausläufern beider, die als nackte Achsencylinder

α) den in Glashautlängsfalten gelegenen geraden Terminalfasermantel bilden, der aus parallelen, lanzettförmig sich verbreiternden nackten Achsencylindern besteht, deren Länge abhängig ist von der Länge des Glashauttrichters, an dessen peripherem Ende sie alle in so ziemlich einem Niveau enden. Ferner aus

β) einem Ring circulärer nackter Achsencylinder, die den Mantel der geraden Terminalfasern umspinnend nach aussen von ihnen in den Querfältchen der Glashaut liegen und deren Ende nicht zweifellos zu ermitteln war.

2) Die Papille ist nervenlos, hat nur die Bedeutung eines Keimlagers und die in oder an ihr gesehenen Nerven sind durch Täuschung in sie verlegt worden.

Es ist leicht zu unterscheiden, in wie weit diese Sätze, zu denen ich an den Haarbälgen der Schnauze ohne Arnstein's oder Jobert's Arbeit zu kennen gekommen war, die Angaben beider Autoren bestätigen, ergänzen oder widerlegen. Den von Arnstein [1]) zwischen den Zellen der äusseren Wurzelscheide und den Talgdrüsen gesehenen intraepithelialen Plexus bekam ich nie zu Gesicht. Wohl sah ich hie und da zwischen den Drüsen oder ihren Läppchen eine oder die andere blasse oder markhaltige Faser verlaufen, hielt mich aber nie berechtigt, von einem eigenen Plexus zu sprechen, umsoweniger, als die markhaltigen stets zum Terminalapparat hinliefen, die marklosen aber nie auch nur die Spur netzförmiger Anordnung zeigten.

Schwieriger ist es, die gewonnenen Resultate mit den Angaben der übrigen Autoren zu vergleichen. Schöbl's Abbildung des Nervenrings entspricht den natürlichen Verhältnissen nie, er hat vielleicht ebenfalls Jobert's noyau fibreux oder dermique gesehen. Die Beschreibung des französischen Forschers scheint allerdings mitunter zu passen, doch glaube ich kaum, dass er die Dinge so wie ich gesehen haben kann. Er hätte diese merkwürdigen Verhältnisse gewiss genauer abgebildet, als es in Fig. 91 u. 92 seiner ersten ei-

[1]) a. a. O. p. 14.

tirten Arbeit geschehen ist[1]. Beil's Angaben sind Stückwerk. Dagegen freue ich mich hier betonen zu können, dass, wie ich aus einer freundlichen Privatmittheilung ersehe, Dr. Ernst Fischer zu denselben Resultaten wie ich gelangte, ohne sie jedoch in der Literatur erscheinen zu lassen.

Eine weitere Frage wäre nun aber die: Hat man in den geraden Terminalfasern — hinsichtlich der circulären habe ich schon erwähnt, dass mein ganzes Wissen vorderhand nur ein Vermuthen ist — wirklich die Endigung vor sich?

Ich lasse diese Frage vor der Hand unbeantwortet, um nach Beschreibung der Innervation schwellkörperhaltiger Haarbälge, die an diesen letzteren gewonnenen Resultate vergleichend mit den bereits vorliegenden zusammenzuhalten.

## II. Die Innervation der schwellkörperhaltigen Haarbälge.

Die Standorte dieser eigenthümlichen schon vielfach durchforschten Fühlapparate sind bereits im ersten Theile erörtert worden. Doch muss ich, ehe ich mich zu den Nerven selbst wende, die Haarhüllen selbst einer kurzen vergleichend anatomischen Betrachtung unterziehen.

Denn einerseits unterliegen sie, wenn auch im Ganzen nach gleichem Princip angeordnet, doch bei den verschiedenen Thieren manchen Schwankungen, andererseits ist die ganze Anordnung der Nerven von ihrem Baue abhängig und ihre bald da bald dort gesuchten Enden sowie ein klares Verständniss des ganzen kleinen Fühlapparates fordern eine solche Orientirung. Ferner ist gerade der bluthaltige Schwellkörper als der charakteristische Unterschied, der sie den gewöhnlichen Haaren entgegensetzt, eingehender zu besprechen. Da hinsichtlich der allgemeinen anatomisch-histologischen Verhältnisse schon frühere Autoren ziemlich übereinstimmende Schilderungen entworfen haben, kann ich mich möglichst kurz fassen.

---

[1] Eine mir erst während des Druckes zugängliche Abhandlung Jobert's: Des poils considérés comme agents tactiles chez l'homme. Gazette médicale de Paris. Séance du 23. Janvier 1875 pag. 74 weist auch an den Cilien und den Haaren der Ober- und Unterlippe des Menschen die von ihm anderweitig geschilderte Nervenanordnung nach. Auch hier sollen sie mit Knöpfchen enden. Eine Untersuchung der Vibrissen und der Haare des äusseren Gehörgangs dagegen war resultatlos.

Schneidet man in ein Stück einer frischen mit Spürhaaren bestandenen Hautstelle parallel der Haarachse ein, so stösst man auf ein ameiseneiförmiges Gebilde, in welchem das Haar steckt. Dasselbe zeigt derbe oft sogar knorpelartige Consistenz, besitzt ein weissliches oder an einigen Stellen von durchscheinendem Blute bläulich gefärbtes Aussehen und lässt sich nur schwer aus der Umgebung ablösen. Es unterliegt je nach Alter, Raçe und Art des Thieres manchen Grössenschwankungen. Stets steht es jedoch bei einem und demselben Thiere in seiner Grössenentwicklung zur Länge des Haares in geradem Verhältniss, es sei denn, dass es ein gerade neugebildetes und noch nicht ganz entwickeltes Haar berge. Es ist dies der Haarbalg, der sich in relativ grösster Entwicklung beim Hunde, der Katze und den Nagern vorfindet, während er bei den Wiederkäuern und Einhufern im Verhältniss zur Grösse des Thieres ziemlich klein bleibt. Dieser Balg durchsetzt aber nicht nur die Cutis in ihrer ganzen Dicke, sondern ragt auch oft bis tief ins Unterhautzellgewebe und die dort befindliche Muskulatur (z. B. Lippen) herein. Man kann häufig schon makroskopisch wahrnehmen, dass sich dieselbe mit ihm in Verbindung setzt und dem Auslösen einen gewissen Widerstand leistet.

Angefertigte Längsschnitte lehren, dass sich der Balg entsprechend der makroskopischen Betrachtung durch eine ovale scharf contourirte Linie gegen das umliegende Gewebe absetzt. Diese Contour geht gegen das periphere Ende zu in den Hals der Haartasche über und bekömmt dadurch in ihrer Totalität, da das Verhältniss ihres Querdurchmessers zum Längsdurchmesser bei den einzelnen Thieren wechselt, die Form einer mehr oder minder ausgebauchten Flasche, deren Hals auch dem Halse der Haartasche entspricht. Die Auffassung der mächtig entwickelten Hüllen der Spürhaare erleichtert sich wesentlich durch eine Parallele mit dem Bau der Hüllen eines gewöhnlichen Haares. Zwischen der äusseren Balglage (Längsfaserschicht) und der inneren (Querfaserschicht) eines solchen findet sich bekanntlich ein dichtes und sehr entwickeltes Capillarmaschennetz. Man nimmt nun allgemein (Dietl, Gurlt, Schöbl) an, dass diesem Capillarnetze der bei den Spürhaaren so sehr entwickelte zwischen die beiden Balglagen eingeschobene Blutsinus entspreche. Beide Balglagen sind also durch diesen von einander getrennt. Dieser Sinus reicht von der Papille bis zum Halse der Haartasche unter die Talgdrüsenregion. Am Halse der Haartasche verdickt sich die äussere Balglage zu einer mächtigen circulären Faserschicht, in wel-

cher die mehr oder minder entwickelten Talgdrüsen eingebettet liegen, die meist rosettenförmig um die Haarachse angeordnet sind. Ihre Beschreibung kommt hier nicht weiter in Betracht. Wie setzen sich nun äussere und innere Balglage in Zusammenhang? Dies geschieht einmal am centralen Pol des Balges. Dort geht von der äusseren Lage nach einwärts ein Stiel als Papillenhals zur Papille. Von ihm ab schlägt sich aber noch eine weitere Gewebspartie als scheidenartiger Ueberzug zuerst über das Keimlager des Haares hinüber und überzieht nun bis zu ihrer Confluenz mit der gleich zu erwähnenden vom oberen Abschnitt kommenden Partie den unteren Theil der Haarwurzel. Diese zweite Partie besteht aus mehr oder weniger stark entwickelten unter der Talgdrüsenregion und der circulären Faserlage von der äusseren Balglamelle sich zum Haare herüberschlagenden Fasermassen. Sie bilden zuerst das Dach der Blutsinus, auf welchem die Talgdrüsen ruhen, confluiren dann zu einer Art trichterförmigen Ueberzug und vereinigen sich beiläufig am unteren Ende des oberen Dritttheils der Wurzel mit der von unten kommenden Partie. Ich nannte diesen Ueberzug trichterförmig, da die Faserzüge an ihrem oberen Ende mächtiger entwickelt sind, als an ihrer unteren Vereinigungsstelle. Ein senkrechter parallel der Haarachse durch diesen mit seiner Basis peripher mit seiner Spitze central gestellten, das Haar und die Wurzelscheiden und die Glashaut umfassenden Trichters wird also eine keilförmige Gestalt haben und nach dem oben Gesagten das obere Dritttheil der ganzen Haarwurzel — soweit sie vom Blutsinus umspült wird — einnehmen. Diese Partie entspricht dem conischen Körper der Autoren. Ausserdem setzen sich aber die beiden Haarbalglagen durch mehr oder minder zahlreiche Spannbalken, welche von der äusseren Lamelle zur inneren herziehend den Blutsinus durchsetzen, in Verbindung. Dieselben zeigen sich auf Querschnitten des Haares in radiärer auf Längsschnitten ebenfalls in strahliger Anordnung. Die innere Balglage ist von den Wurzelscheiden durch eine homogene Membran, die Glashaut des Balges getrennt. Unter ihr überziehen dann die äussere und innere Wurzelscheide, analog der Anordnung anderer Haare, als zwei in einander gesteckte Hohlcylinder die Wurzel des sowohl hinsichtlich seiner Länge als seines Dickendurchmessers mächtig entwickelten Haares, welches die Papille krönt. Während nun noch ein sehr entwickeltes System von Blutgefässen und grosse Nervenstränge mit diesen Gebilden sich in Verbindung setzen, tritt zur äusseren Fläche der äusseren Balglage ein ziemlich complicirter Apparat will-

kürlicher Muskeln. Vom centralen Pole senkt sich ferner ein Haarbalgstengel zwischen die Muskulatur zu den Zügen des Unterhaut- oder intermuskulären Bindegewebes herein und tritt mit ihnen in Verbindung.

Die Abweichungen nun, welche sich von der oben entworfenen Skizze finden sind folgende:

An den Spannbalken, welche im oberen Abschnitt des Blutsinus von der äusseren Balglamelle zur inneren herüberziehen, können sich Verdickungen zeigen, die entweder an einzelnen Trabekeln in der Nähe ihrer Vereinigung mit dem conischen Körper aufsitzen oder dadurch zu Stande kommen, dass mehrere Balken in eine solche Verdickung zusammen hereintreten. Die ersteren Verhältnisse finden sich bei Pferd und Wiederkäuern, die letzteren beim Schwein, wo diese Verdickung am unteren Theile des conischen Körpers sich vorfindend die Peripherie der inneren Balglage nahezu zur Hälfte umgreift. Bei anderen Thieren wieder, z. B. Fleischfressern und Nagern, wird eine derartige Verdickung in noch viel ausgeprägterem Grade durch eine Anschwellung der inneren Balglage im Bereich des conischen Körpers zu Stande gebracht. Dieselbe steht dann meist mit ihrer vom Blutsinus umspülten Fläche nicht mehr durch Trabekeln mit der äusseren Balglamelle in Verbindung, sondern ist hier glatt oder durch längs- oder querverlaufende seichtere oder tiefere Furchen etwas gewulstet. Die Anheftungsstelle an der inneren Balglamelle bietet ebenfalls mancherlei Verschiedenheiten dar, indem sie entweder eine breite Gewebsbrücke oder ein schlankeres Faserbündel darstellt, das die wulstförmige Verdickung entweder am oberen Ende, oder in ihrer ganzen Ausdehnung oder nur in der Mitte mit der inneren Lamelle in Verbindung setzt. Hinsichtlich der Grössenentwicklung und räumlichen Ausdehnungsverhältnisse lässt sich angeben, dass der genannte Wulst, Dietl's schildförmiger Körper, die Haarhüllen zu circa $^3/_4$—$^2/_3$ umfasst, einen wechselnd grossen Theil des conischen Körpers mit seiner Insertionsstelle einnimmt, und selbst bei den verschiedenen Thieren, die ihn überhaupt besitzen (Raubthiere, Nager, Insectivoren) einen wechselnd grossen Theil des oberen Blutsinusabschnittes ausfüllt. Dieser obere Theil des Blutsinus nun wird aber von der geringeren oder stärkeren Entwicklung dieses Wulstes in doppelter Weise wesentlich beeinflusst. Je mehr der letztere nämlich entwickelt, um so mehr findet sich dieser obere Theil ausgebuchtet. Ferner habe ich schon erwähnt, dass bei manchen Arten das Balkenwerk im Verhältniss zum Selbständigwerden dieses Wulstes reducirt erscheint, oder ganz fehlt. Die obere Abtheilung des

Blutsinus wird daher auf Längsschnitten sofort durch ihren Balkenmangel und den in ihr aufgehängten Wulst auffallen müssen. Da nun dieser obere balkenlose Blutraum den Wulst und die innere Lamelle ringförmig umspült, wurde er mit Recht von den Autoren Ringsinus, der Wulst als Ringwulst bezeichnet. Während also bei den Thieren ohne Ringwulst der ganze Blutsinus von Trabekeln durchzogen erscheint (Pferd, Rind, Schwein), zerfällt er bei den Thieren, die einen Ringwulst besitzen (Fleischfresser, Nager, Insectivoren), in einen oberen Abschnitt, den Ringsinus und einen unteren von Gewebsbalken in dichterer oder weniger dichter Anordnung durchzogenen, den cavernösen oder spongiösen Körper. Bei den Thieren ohne Ringsinus ist natürlich der ganze Blutraum als spongiöser Körper zu betrachten, der sich, nebenbei bemerkt, durch seine wegen der geringen Anzahl der vorhandenen Spannbalken grossen Maschen auszeichnet, während er bei den übrigen Thieren sehr engmaschig, oft geradezu schwammig porös wird.

Hinsichtlich des histologischen Baues all dieser Gebilde glaube ich mich kurz fassen zu dürfen.

Das Haar selbst weicht nur durch seine Grössenverhältnisse, namentlich einen bedeutenden Dickendurchmesser, der ihm eine gewisse Sprödigkeit verleiht, von dem Schema des Baues der übrigen Haare ab. Während es bei den Einhufern und Wiederkäuern meist gerade ist, ist es bei den Fleischfressern, Nagern schwach nach vorn gekrümmt. Seine Farbe wechselt. Es sei im Vorbeigehen erwähnt, dass man häufig, namentlich zur Zeit des Haarwechsels 2 Haare in einem Balge findet und zwar von ziemlich gleicher Dicke und Länge. Das eine pigmentreichere jüngere sitzt dann auf der Papille, das andere blassere als sogenanntes »Beet- oder Schalthaar« mit zerfaserten Wurzelkolben in den Zellen der äusseren Wurzelscheide, welche hier etwas aufgetrieben erscheint. Ich erwähne diese Thatsache, weil sie zeigt, wie lange ein von der Papille abgelöstes und als Schalthaar noch vegetirendes Haar noch neben dem neugebildeten existiren kann — nämlich bis zu dessen vollständiger Entwicklung, also eine beträchtliche Zeit.

Die Papille ist in ihrer Form vom Alter des Haares abhängig. Verhältnisse, auf die hier weiter einzugehen nicht der Platz ist. Doch sei erwähnt, dass sie bei den Raubthieren und Nagern oft eine ganz enorme Länge besitzt. Nach oben in eine feine Spitze ausgezogen, sah ich sie bei Katze und Hund bis an den Hals der Haartasche

hinaufreichen. Frühere Autoren [1]) haben für den Hund angegeben, dass sie bis über das Niveau der Haut heraufrage und beim Abschneiden des Haares einen Tropfen Blut aus ihren verletzten Gefässen austreten lasse. Ich konnte das ebenso wenig wie Bendz [2]) bestätigen. Doch sah ich an mit Reagentien behandelten Haaren manchmal Blutfarbstoff im Haarmarke, der wohl durch Capillarität in ihm aufgestiegen war. Bei Wiederkäuer und Pferd konnte ich nie eine solche enorme Grössenentwicklung wahrnehmen, hier stellt sie einen rundlichen höchstens nach oben etwas ausgezogenen Knopf dar. Es sei noch auf den wechselnden Pigmentreichthum hingewiesen, der je nach dem Alter des Haares, je jünger dasselbe um so entwickelter, nicht nur das Keimlager, sondern auch die Papille durchsetzt, ja sogar oft streckenweit in den Haarbalgstengel herabsteigen kann.

Hinsichtlich der histologischen Structur besitzt der von der äusseren Balglage abgehende Stiel denselben Bau wie diese, zeigt am Papillenhalse vorwiegend circulär verlaufende Fasern und geht in der eigentlichen Haarzwiebel in saftiges blasses aus vielfach gekreuzten Fasern mit eingelagerten Bindegewebskörperchen und Sternzellen bestehendes Bindegewebe über. Ein reiches Capillarnetz durchsetzt mehr oder weniger geschlängelt die ganze Papille.

Die Cuticula des Haares und der inneren Wurzelscheide verhalten sich wie bei den anderen Haaren, eingelagerte Pigmentkörnchen trüben hie und da das sonst namentlich bei Osmiumbehandlung sehr klare Bild.

Die innere Wurzelscheide wurde bisher an den Spürhaaren als ein aus 2 höchstens 3 Lagen bestehender Zellenmantel beschrieben [3]). Ich konnte mich jedoch an mehreren Präparaten von der Katze und vom Hunde überzeugen, dass während die äussere Henle'sche Lage stets einfach blieb, die innere Huxley'sche wenigstens in der Mitte der Haarwurzel auf eine Stärke von 4—6 Zellenlagen anwachsen konnte. Eine Controle dieser an Längsschnitten gemachten Beobachtung durch Querschnitte ergab dasselbe Resultat. Die Huxley'sche Schicht kann also entgegen der bisherigen Beschreibung auch aus mehr als 2 Zellenlagen bestehen.

---

[1]) Heusinger, Syst. d. Histol. 1. Th. Eisenach 1822.

[2]) Handboog der Almindelige Anat. Kjöbenh. 1876.

[3]) Cfr. Dietl Bd. I, Taf. I, Fig. 3. Kaninchenspürhaar und Odenius a. a. O. p. 436.

Die äussere Wurzelscheide beginnt auf Sagittalschnitten als schmaler, an Osmiumpräparaten dunkelgefärbter Saum, an der grössten Convexität des Keimlagers und ihre zellige Zusammensetzung wird erst in der Einbuchtung über dem Haarknopf deutlich. Wie bekannt sind ihre zelligen Elemente zweierlei Natur. Nämlich ein peripherer einschichtiger Zellenmantel, der als Einstülpung der einschichtigen tiefsten Lage des Malpighi'schen Schleimnetzes beschrieben wird, und den ich vor der Hand aus denselben cylindrischen, kernhaltigen Zellen, welche durch einseitige Verzahnung in die Glashaut des Balges eingefügt erscheinen, bestehen lasse, dann aber noch aus den übrigen, die äussere Wurzelscheide bildenden Zellen, den allseitig verzahnten, kernhaltigen, membranlosen Stachelzellen, analog den Stachelzellen des Schleimnetzes. Sie sind entweder rundlich, oval oder polygonal und werden gegen die innere Wurzelscheide zu etwas schmäler, ein Umstand, der wohl in den an dieser Stelle erhöhten Druckverhältnissen seinen Grund haben mag. Die äussere Wurzelscheide bietet je nach der Thierart ein etwas wechselndes Aussehen, sowohl hinsichtlich ihres zelligen Baues als auch ihrer Form. Bei Hund, Katze und Ratte fällt sie im Vergleich zu den anderen Thieren durch ein streifig filzartiges Aussehen auf, wodurch oft die Zellgrenzen völlig verwischt erscheinen. Ich lasse es dahin gestellt, ob man es bei diesen Thieren mit einer bedeutenderen Entwicklung der Stachelfortsätze zu thun hat, oder ob es vielleicht Altersveränderungen sind, die diese Verhältnisse bedingen. Hinsichtlich der Form findet sich bei allen Thieren gemeinsam eine im conischen Körper beginnende, nach aufwärts zunehmende Anschwellung, die dann beiläufig in der Basis des conischen Körpers durch eine circulär verlaufende ringförmige Einbuchtung eingeschnürt erscheint. Ueber dieser die »Wurzelscheidenanschwellung« nach oben begrenzenden Bucht verbreitert sich die Wurzelscheide wieder, kleidet den Hals der Haartasche aus und geht ins Malpighi'sche Schleimnetz über. Diese Anschwellung ist bei den verschiedenen Thieren sehr verschieden entwickelt, bei Pferd und Wiederkäuer sanft sich verbreiternd, wird sie deutlicher bei Hund und Katze, zeigt die durch Einschnürung entstandene Bucht am deutlichsten beim Schweine und sitzt bei der Ratte völlig kugelig ausgebaucht wie der Knauf auf einer Säule, dem unteren Theile der Wurzelscheide auf. Ueber der Bucht wird die äussere Wurzelscheide von den Ausführungsgängen der Talgdrüsen durchbohrt. Beim Schweine geschieht dies gerade in der Einschnürung selbst. Am oberen Ende der Wurzelscheidenan-

schwellung, also mit Ausnahme der Ratte, wo sie kugelig ist, an der Stelle ihrer grössten Dicke, habe ich oft bis 20 Zellenlagen, an ihrem unteren, an der Haarzwiebel, oft nur 2—3 gezählt. Im Uebrigen findet sich beim Pferde auch in der Mitte der Haarwurzel schon eine sanfte Anschwellung an ihr. Häufig findet man körniges Pigment meist um den Kern herum in die Zellen eingestreut. Dies ist namentlich der Fall am Halse und in der Peripherie, ein dem MALPIGHI'schen Schleimnetz analoges Verhältniss, wo ja ebenfalls die tiefsten Schichten die pigmentreichsten sind. Am Halse, wo die Zellen kleiner und rundlicher werden, findet man auch sehr häufig verästelte Pigmentkörperchen, oder sich in Osmiumsäure dunkel färbende, unregelmässig sternförmige Körper mit langen Ausläufern zwischen den Zellen.

Nach aussen wird die äussere Wurzelscheide durch die sich als glänzender Saum von wechselnder Breite präsentirende Glashaut begrenzt. Sie beginnt ungefähr in der grössten Convexität der Papillenwölbung als feine glasige Linie deutlich zu werden, überzieht dann den Hals der Papille, die untere Portion des Keimlagers und die beiden Wurzelscheiden und strebt dann dem Halse der Haartasche zu. Ob sie die Papille auch an ihrer Spitze überzieht lasse ich dahingestellt. Während ihres Verlaufes nach aufwärts verdickt sie sich allmälig, erreicht am unteren Ende der Wurzelscheidenanschwellung ihre grösste Dicke, verjüngt sich dann ziemlich rasch und überzieht die Anschwellung selbst als glänzender, scharfcontourirter, aber zarter Saum. Am Halse der Haartasche, d. h. in der Bucht über der Wurzelscheidenanschwellung, wird sie quergefaltet; ob sie hier in die Propria der Talgdrüsen übergeht, wie ODENIUS[1]) behauptet, um sich dann in den peripheren Grenzsaum des Papillarkörpers der Cutis fortzusetzen, muss ich unentschieden lassen. An Carmin- und Hämatoxylinpräparaten hebt sie sich gegen die innere Haarbalglamelle mit einer äusserst scharfen, wellig gebogenen Contour ab. Der Umstand, dass ich diese Contour theils glatt, theils wellig gebogen zu Gesicht bekam und letzteres namentlich dann, wenn das Haar sich schon im vorgeschrittenen Ausfallsstadium befand oder ein neugebildetes erst im Durchbruch begriffen war, rechtfertigt den Schluss auf ihre Mitleidenschaft bei diesen Processen, wo sie bald völlig geglättet, bald durch Contraction gerunzelt wird. Genauere Betrachtung lehrt ferner, dass sie aus zwei wesentlich verschiedenen Abtheilungen besteht, welche sich auch gegen Tinctionsmittel verschieden verhalten, nämlich einem

[1]) a. a. O.

peripheren sich stets stärker tingirenden und einem blässeren gegen die äussere Wurzelscheide zu gelegenen. Ausserdem erscheint die periphere Grenzcontour, wenn der Schnitt nicht ganz parallel zur Haarachse geführt war, von einzelnen feinen schief verlaufenden Riffen von wechselnder Länge unterbrochen. Während nun frühere Autoren auf der homogenen Membran theils scharfe Linien, welche von feinen elastischen Fasern herrühren sollten, in theils längs theils querverlaufender Anordnung beschrieben (Gegenbaur für Schwein und Rind, Leydig), liess Schöbl sie in Längsbänder zerfallen, welche auf ihrer inneren Seite zwischen die äusserste Lage der Wurzelscheidenzellen einspringen und seinem irrthümlich als nervösen Endapparat angenommenen Wurzelzellkörper aufliegen sollten. Odenius sah namentlich bei der Ratte eine am Halse der Haartasche deutliche Faltung[1] und beschreibt im Gegensatz zu Gegenbaur und Leydig, welche auf ihrer Innenfläche weder Linien noch Ringfasern erwähnen, nach Maceration sichtbar werdende quer- und längsangeordnete in ziemlich gleichen Abständen verlaufende Striche, wodurch sie wie aus Zellen zusammengesetzt aussah. Er hält sie für den Abdruck der äussersten Zellenlage der Wurzelscheide. In der That zeigt die Glashaut einen complicirteren Bau, als bisher angenommen worden zu sein scheint und die Bilder, die je nach der Schnittführung sehr mannigfaltig sind, bieten der Orientirung manche Schwierigkeit. Bei schwacher Vergrösserung zeigt nämlich die innere blasse ungefärbte Schicht im Gegensatz zur völlig glatten und homogenen äusseren ein fein granulirtes Aussehen. Ihre Begrenzungslinie gegen die Wurzelscheide zu ist gezackt und zwar in doppelter Weise. Einmal springen nämlich grössere Fortsätze in ziemlich regelmässigen Abständen zwischen die periphere Zellenlage derselben herein, und dann findet sich zwischen diesen wieder eine feinere secundäre Zähnelung, die in die Verzahnung des peripheren Zellenmantels eingreift. Die letztere Zähnelung ist namentlich deutlich in den tiefer gelegenen Partieen. Die Granulirung sah schon Dietl[2]: er reducirte sie aber auf ganz bestimmte Stellen, nämlich die grösseren Zahnfortsätze. Diese Granulirung lässt sich mit starken und stärksten Vergrösserungen am besten an Osmiumpräparaten ganz

[1] Ich habe solche parallele längsverlaufende Falten sehr deutlich unter den Talgdrüsen an den gewöhnlichen Haaren aller von mir untersuchten Thiere gesehen, nie aber an den Spürhaaren.

[2] a. a. O. Bd. II, p. 6.

deutlich in eine Summe feiner Spalten und Lücken auflösen, welche ich nicht nur an allen schwellkörperhaltigen Bälgen — am schönsten beim Hunde — sondern auch den schwellkörperlosen Bälgen grösserer Haare, z. B. der Cilien, nachweisen konnte. Diese Poren geben dieser Partie der Glashaut ein siebartig durchlöchertes poröses Aussehen und ich möchte für sie den Namen »poröse Lage der Glashaut« vorschlagen. Die Spältchen sind theils rundlich, theils schlitzförmig und erleichtern wohl die bei jedem Haarwechsel durch Faltung und wieder Ausdehnung bewirkten Formveränderungen der Glashaut wesentlich. Diese poröse Beschaffenheit verliert sich aber nach aufwärts an der Stelle, wo die Wurzelscheidenanschwellung beginnt, ebenso die feinere Zähnelung. Dort finden sich nämlich die unilateral verzahnten Cylinderzellen nur noch in vereinzelten Exemplaren, statt ihrer treten dagegen helle, blasige, glänzende, etwas grössere zellige Gebilde auf, welche nun in einer einschichtigen Lage die Wurzelscheidenanschwellung umsäumen. Auch diese Verhältnisse waren schon Dietl [1]) aufgefallen. Er betont nämlich, dass sich am oberen Dritttheil der äusseren Wurzelscheide eine besondere Regelmässigkeit in der Anordnung des peripheren Zellenmantels geltend mache, dessen Zellen sich dort durch ihre Grösse und ihre stärkere Lichtbrechung von den weiter nach abwärts gelegenen unterschieden. Dietl hielt sie gleichwerthig mit den einseitig verzahnten Cylinderzellen und bildet sie auch so ab. Wechselnde Einstellung lehrt, dass die Glashaut Fortsätze zwischen sie hereinschickt, welche diese Zellen. wie ich sie einstweilen bezeichnen will, von einander trennen und in wechselnder Tiefe sich zwischen ihnen hinziehen. Die Dietl-schen Bilder (Fig. 7 u. 8, Bd. II, geben Andeutungen an diese Verhältnisse. Fragen wir uns nun nach dem Inhalt der Zellen, so finden wir an Osmiumpräparaten einen entweder ovalen oder rundlichen äusserst blassen zarten grossen Kern, der sich in Carmin und Hämatoxylin färbt und oft etwas wie einen abgerissenen Fortsatz erkennen lässt, von einem hellen Hofe umgeben in ihnen liegen, das Ganze umgrenzt dann eine scharfe Contour, der Querschnitt einer deutlichen Membran. Diese Zellen, die demnach den äussersten Zellenmantel der äusseren Wurzelscheide an dieser Stelle bildend, der Glashaut dicht anliegend durch Substanzbrücken der letzteren, die sich zwischen sie einsenken,

[1]) a. a. O. Bd. II, p. 6.

geschieden sind, finden sich bei allen von mir untersuchten Thieren vor, und zwar am schönsten beim Schwein.

Hervorzuheben ist ferner, dass dieselben gewöhnlich etwas oval und mit ihrem Längsdurchmesser etwas von der Glashaut ab und gegen die Haarachse nach abwärts geneigt erscheinen (s. Fig. 14 u. 15). Erst am Halse über der Einschnürung der Wurzelscheide finden sich wieder die gewöhnlichen peripheren Cylinderzellen.

Dieser Befund wird durch Querschnitte bestätigt, welche in tieferen Abschnitten einen Cylinderzellenmantel, im Bereich der Wurzelscheidenanschwellung die hellen Blasen von der Glashaut umsäumt zeigen. Sie zeigen ferner, dass auch in der Längsrichtung Vorsprünge gegen die Wurzelscheide von der Glashautinnenfläche her einspringen. Dieselbe wird also an ihrer Innenfläche in einzelne Abtheilungen durch quer- und längsverlaufende Leistchen getheilt. Auch die äussere Begrenzung ist nicht völlig glatt, sondern ebenfalls gezähnelt. Es ist diese Zähnelung der optische Ausdruck von den auf ihrer Aussenfläche verlaufenden quergeschnittenen Längsfasern. Besser ausgedrückt: ihre Aussenfläche ist längsgerieft.

Betrachtet man die Glashaut auf Tangentialschnitten, so sieht man in der That feine, sanft wellig gebogene, parallele erhabene Fasern an ihrer Oberfläche dichtgedrängt hinziehen. Führt man den Schnitt tiefer, so zeigen sich die Spalten und Löchlein der porösen Lage als feines Siebwerk, durch welches man hie und da unregelmässig gestaltete, dunkler gefärbte glasige Stellen, quer und längsverlaufend, durchschimmernd wahrnehmen kann. Man kann sie oft am Rande des Schnittes mit der Glashaut zusammenhängen sehen und findet durch diesen Umstand den Schlüssel zu ihrem Verständniss. Es sind nämlich die von ihrer Basis her gesehenen gegen die Wurzelscheide vorspringenden, etagenartigen Hervorragungen. Hat der Schnitt auch sie abgetragen, so erhält man die Querschnitte der Cylinderzellen im unteren und der hellen Rundzellen im oberen Abschnitt der Wurzelscheide, durch schmale Substanzbrücken von einander getrennt. Da man bei wechselnder Einstellung immer einen Theil der Wandung sich in die Tiefe fortsetzen sieht, scheinen sie meist an einer Seite schärfer contourirt.

Ich sah mich genöthigt den Bau der Glashaut hier detaillirt zu beschreiben, weil es mir einerseits noch nicht mit wünschenswerther Sicherheit eruirt erschien, andererseits weil ihre Beschaffenheit in directester Beziehung zu den Nervenenden steht.

Die Glashaut trägt demnach auf ihrer äusseren Fläche ein System feiner paralleler Längsrippen, ist mehr oder weniger im Ganzen, immer am Halse quergefaltet und besteht aus der homogenen äusseren und porösen inneren Lage. Die Poren werden im Bereich der Wurzelscheidenanschwellung durch blasige Gebilde verdrängt, die der Innenfläche der Glashaut dicht anliegen. Die Glashaut nimmt zugleich an Dicke ab. Ihre Innenfläche ist theils durch grössere, circulär verlaufende wallartige Vorsprünge und kleinere, der Länge nach gegen die Wurzelscheide einspringende Hervorragungen in Abtheilungen von wechselnder Grösse gebracht und trägt ausserdem die Abdrücke der peripheren Cylinderzellenlage der äusseren Wurzelscheide.

Die äussere Balglage besteht aus längs und schief verlaufenden Bindegewebsfasern, ist als Einstülpung des Coriums zu betrachten und wurde hinsichtlich ihrer Faseranordnung mit Recht dem scleralen Gewebe verglichen. Hinsichtlich der inneren Lage möchte ich nur darauf hinweisen, dass sie in ihrem unteren Abschnitt zuerst noch ziemlich einerlei Bau mit der äusseren Lage hat: compacte Lage Leydig's. Nach aufwärts wird ihr Bindegewebe saftiger und zellreicher, und birgt im Gegensatz zur inneren Haarbalglage gewöhnlicher Haare keine contractilen Faserzellen. Die circuläre Faserschicht erscheint vielmehr nur auf den Hals und die Talgdrüsenregion reducirt. Ich halte es von Wichtigkeit diese von dem Bau der Haare ohne Schwellkörper abweichenden Verhältnisse zu prononciren. Ueber die feineren histologischen Details und den Bau des Ringwulstes verweise ich, um Wiederholungen zu vermeiden, auf Dietl's Abhandlung[1]). Ihm gebührt unstreitig das Verdienst, durch eingehende vergleichend anatomische und histologische Untersuchungen, diese Verhältnisse bei einer grösseren Reihe von Thieren zuerst genau erörtert zu haben, und ich freue mich nach sorgfältiger Controle mit ihm völlig übereinstimmen zu können.

Auch mir fiel die interessante Thatsache auf, dass das Vorhandensein oder Fehlen eines Ringwulstes, seine Form, die Art seiner Befestigung an der inneren Balglage und sein histologischer Bau als diagnostisches Moment für die Thierspecies oder Classe benutzt werden kann, wie Dietl zuerst angab, und ich hebe dies um so mehr

[1]) Dietl, Untersuchungen über die Tasthaare. S. Tabelle.

hervor, als spätere Untersuchungen diese Verhältnisse gänzlich übergangen hatten. Kurz sei nur noch erwähnt, dass sich der Ringwulst aus Bindegewebe, Stern- oder Rundzellen und Kernen aufbaut, ein Bau, der mit der inneren Balglage mehr oder weniger conform berechtigt, ihn als eine partielle Verdickung derselben aufzufassen, wie dies eingangs geschah.

Die äussere Balglage erreicht meist ihre grösste Dicke an der Stelle, wo der Ringsinus an den spongiösen Körper grenzt, und verjüngt sich nach abwärts, so dass sie am centralen Pole nur $^1/_3$ dieser Mächtigkeit besitzt. An dieser Stelle hat Leydig[1]) beim Seehunde starke Sehnen beschrieben, die mit dem Follikel in Verbindung treten sollen. Ich hatte keine Gelegenheit die enorm entwickelten Spürhaarbälge dieses Thiers zu untersuchen, möchte aber diese »Sehnen«, nach dem was ich bei den Hausthieren sah, mit den zuerst von Wertheim[2]) für die Haarbälge des Menschen beschriebenen Haarbalgstengeln identificiren, welche aus einer äusseren Längs- und inneren Querfaserlage bestehend, den Grund des Balges erst kelchartig umfassen, um sich dann in die Bindegewebsstränge der Cutis oder des Unterhaut-Zellgewebes als verjüngter Strang mit geradem oder winklig geknickten Verlauf zu verlieren.

Die Muskulatur der Spürhaarbälge ist eine sehr bedeutende. Sie besteht aus quergestreiften Muskelbündeln, die sich auf folgende Weise mit den Bälgen in Verbindung setzen: Sie kommen als flache, die ganze Länge des Haarbalgs umfassende Bänder von je zwei einander entgegengesetzten Seiten her, beugen sich nach aufwärts und umhüllen die Aussenfläche des Balges. Sie können also die Follikel um ihre Längsachse drehen und nach der der Kreuzungsstelle entgegengesetzten Seite erheben. Oder sie setzen die Follikel dadurch miteinander in Verbindung, dass sie von dem centralen Pol des einen zum peripheren des nächsten verlaufen. Heben bei ihrer Contraction sämmtliche Follikel. Ferner findet man auch horizontal die Follikel umspinnende Muskelzüge. Es ist schwer sich in diesem am besten an vergoldeten Schnitten hervortretenden Muskelfilz zu orientiren, der bei Ratte, Schaf, Katze und Hund sehr mächtig entwickelt ist, während das Schwein nur spärliche Muskeln besitzt, ebenso das Pferd: bei letzterem, dem Rinde und dem Schweine

[1]) Studien über die äussere Bedeckung der Säugethiere.

[2]) Wertheim über den Bau des Haarbalgs beim Menschen. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 50. I. 1865.

— wenigstens an der Rüsselscheibe — fehlt das Vermögen, die Haare wie die Fleischfresser und Nager willkürlich aufrichten und wieder glatt nach rückwärts anlegen zu können. Dafür compensirt aber die beweglichere Lippe des Pferdes und Rindes, und die ebenfalls bewegliche Rüsselscheibe des Schweines dieses Unvermögen in vielleicht überwiegendem Grade.

Die Blutversorgung des kleinen Fühlapparates untersuchte ich an Injectionspräparaten von der Katze und dem Hunde. Die Schwierigkeiten, welche eine Injection, und nur eine solche kann natürlich Licht in diese Frage bringen, bei Pferd, Wiederkäuern und Schwein unmöglich machen, verstehen sich bei der Grösse der Thiere und ihrer Verwendung wohl von selbst.

Man betrachtet die Gefässanordnung passend in gesonderten Abschnitten, welche sich als arterielle Bahnen und ihre Capillarverzweigung, die grossen venösen Räume und ihre Abzugscanäle von selbst ergeben.

Die arteriellen Bahnen zerfallen:

a) in das Gefässnetz der äusseren Balglage,
b) das Gefässnetz der inneren Balglage,
c) die Papillargefässe und
d) das Gefässnetz des Haartaschenhalses und der Talgdrüsen.

ad a) Die Arterien der Cutis bilden auf der äusseren Fläche des Balges ziemlich grobe Capillarnetze, die theils die dort gelegene Muskulatur versorgen, theils dem Balge selbst aufliegen.

Von diesem ausgehend durchbohren spärliche feine, gestreckt verlaufende Aestchen, rami perforantes, die äussere Balglage selbst und ergiessen sich theils in den cavernösen Körper oder wo ein Ringsinus vorhanden ist, auch in diesen. Theils aber bedienen sie sich der Balken im cavernösen Körper, um auf ihnen zur inneren Balglage herüber zu laufen. Eine Verästelung im Gewebe der äusseren Balglage selbst kommt nicht vor, sie wird nur durchbohrt.

ad b) Die perforirende Follikelarterie, arteria follicularis perforans, so nenne ich das arterielle Hauptgefäss, durchbricht nach Abgabe einiger Aeste zum oben beschriebenen Netze den Haarbalg in der Nähe des centralen Poles und verläuft meist mit dem dort eintretenden Nervenstamm gepaart. Nach ihrem Eintritte theilt sie sich und verläuft ebenfalls auf den Trabekeln zur inneren Balglage herüber, um dann mit noch deutlich arteriellen Aesten, wie Osmiumsäurepräparate von Pferd, Rind, Schaf, Hund und Schwein lehren, »den Arterien der compacten Lage« gegen den conischen Körper in

die Höhe zu ziehen. Auf diesem Verlaufe tragen jedoch dieselben schon zur Bildung zweier Capillarnetze der inneren Balglage bei.

Diese sind ein superficielles vom unteren Ende der Haarwurzel bis zum conischen Körper emporreichendes, das auch die rami perforantes in sich aufnimmt und weite unregelmässige, vielfach geschlängelte Capillarmaschen bildet, und ein tiefliegendes. Letzteres liegt der Glashaut dicht an, ist namentlich am Grunde der compacten Lage sehr entwickelt und setzt sich aus ziemlich regelmässigen quergestreckten engen polygonalen Maschen zusammen. Beide Netze anastomosiren vielfach mit einander.

ad c) Die Papille erhält ihr Blut von einer hie und da im Haarbalgstengel verlaufenden kleinen Arterie, der arteria papillaris, die ebenfalls erst Reiserchen zum äusseren Balgnetze schickt. Ihr Capillarnetz bildet ein äusserst zierliches dichtes mit vielfachen Schlingen und Schlängelungen nach oben in eine feine Spitze ausgezogenes Gefässconvolut; die Spitze reicht bis in die Höhe des Haartaschenhalses hinauf. Mit diesem Papillarnetze sah ich hie und da stärkere Aestchen der grossen Balgarterie auf einem Balken nach abwärts ziehend in Verbindung treten, die Papille kann also ihr Blut von zwei verschiedenen Gefässbahnen erhalten. Die abführende Vene constituirt sich aus dem Capillarnetz und hat mit der Arterie meist gleichen Verlauf.

ad d) Die Gefässe des Haartaschenhalses und der Talgdrüsen umgeben, von Hautarterien stammend, mit engen Maschen den Eingang der Haartasche und bilden weiter nach abwärts ein aus spärlichen sehr feinen Capillaren bestehendes Netz für die Talgdrüsen. Von diesem letzteren laufen dann mehrere ziemlich gerade Canäle oft der Quere nach anastomosirend und zugleich die transversale Balglage versorgend zur Kuppe des Ringsinus, während andere mit den Capillaren der inneren Balglage anastomosiren. Ich habe diese Aestchen auf vielen Schnitten sehr schön und prall bei arterieller Injection gefüllt gesehen, ohne dass viel Injectionsmasse in den Ringsinus hinausgedrungen wäre, während zugleich andere mit Blutkörperchen erfüllt dazwischen lagen. Ich hebe dies deshalb hervor, weil Dietl[1] an dieser Stelle nur venöse Abzugscanäle beschreibt. Neben ihnen existiren also noch Speisungsäste für den Ringsinus.

Fragen wir uns nun nach den Einmündungsstellen dieser Bah-

[1] a. a. O. Bd. I, pag. 8.

nen in den cavernösen Körper oder Ringsinus, so geben uns bei mässigem Injectionsdruck auftretende kleine wolkige Extravasate zwischen der Blutkörperchenfüllung der cavernösen Räume einen Fingerzeig. Dieselben finden sich einmal an dem Dach des Ringsinus, an der Mündung der eben beschriebenen Aestchen, dann aber auch meist an der Begrenzungslinie der inneren Balglage und da und dort auch an Gewebsbalken. Diese ganze Anordnung des Ringsinus und cavernöse Körper tragen nach LEYDIG[1] einen Endothelbelag (Rind, Pferd), der dem Hunde fehlt.

Ehe man nun die venösen Abzugscanäle zu beschreiben im Stande ist, wäre die Frage nach einer eventuellen Communication zwischen Ringsinus und cavernösem Körper zu erledigen. Nur ODENIUS und DIETL haben diese Frage näher zu untersuchen für nöthig erachtet, indem ersterer annahm, dass beide durch eine unter dem Ringwulst durchlöcherte Querscheidewand getrennt sein sollten. Würde nun diese durch den bei Action der Haarbalgmuskeln herabgedrückten Ringwulst wie durch ein Sperrventil geschlossen, so trete im Ringsinus eine prallere Füllung ein, die er für feinere Perception der Nervenenden von äusseren Reizen als nothwendig erachtete.

Diese Hypothese griff DIETL[2] mit stichhaltigen Gründen an, behauptete aber auf die in Längsschnitten häufig auftretenden zusammenhängenden Coagula beider Bluträume gestützt, ihre Communication. Diese Frage lässt sich sehr einfach lösen. Präparirt man einen Follikel sauber aus seiner Umgebung und schneidet am centralen Ende ein, so lässt sich durch sanftes Streichen ein Tröpfchen Blut entleeren und Ringsinus und cavernöser Körper sind völlig blutleer, communiciren also mit einander. Auch ohne Einschneiden gelingt es oft durch Streichen das Blut am peripheren Ende zu entleeren, ohne dass sonst irgendwo nur die geringste Menge austritt. Die venösen Abzugsbahnen, welche demnach aus den grossen Bluträumen in die Hautvenen gehen, sind also am Halse der Haartasche zu suchen, wo sie DIETL beschrieb und ich sie bestätigen konnte.

Hier müsste also ein Verschluss stattfinden, dessen Folge dann die prallere Füllung des Ringsinus und cavernösen Körpers wäre. Auch sah ich an vielen Osmiumpräparaten unter den Talgdrüsen ein blutkörperchenhaltiges grobmaschiges Netz in Hautvenen übergehen. Insofern aber finde ich mich in Opposition gegen DIETL als ich nie

---

[1] a. a. O.

[2] S. a. a. O. Bd. 3, pag. 10.

eine mit der grossen Balgarterie gepaart verlaufenden Vene zu Gesicht bekam. Die venösen Abzugscanäle der äusseren Balgseite und der Papille gehen in die dort liegenden Hautvenen. Der Ringwulst, wo ein solcher vorhanden, ist stets gefässlos.

Die Innervation der Spürhaarbälge nahm von jeher das Interesse der Untersucher durch ihre mächtige Entwicklung in Anspruch. Doch trotz der zahlreichen Untersuchungen sind, wie sich zeigen wird, sogar noch hinsichtlich der gröberen Morphologie manche Widersprüche zu sichten, und Unklarheiten aufzuhellen. Die Spürhaarbälge werden an der Oberlippe innervirt von den sensiblen Ausstrahlungen des pes anserinus minor, an der Unterlippe vom ramus mentalis, die Augenborsten von n. infraorbitalis und ramus frontalis Nervi trigemini. Bei grösseren Thieren z. B. Pferd, Rind, Schaf, grösseren Hunden lassen sich die Nerven an der Schnautze bis an den Haarbalg mit dem Scalpell präpariren. Beim Schweine tritt einem derartigen Vorhaben die Festigkeit der Rüsselscheibe störend entgegen, an der Hinterlippe mag es allenfalls gehen. Durch einen ganz immensen Nervenreichthum namentlich gegen die Lippe hin, fällt die Schnauze der Ratte und des Schafes auf. Bei der Ratte konnte ich auf Querschnitten dieser zum Balg tretenden Nervenbündel — rami folliculares perforantes — bis circa 80 Primitivfibrillen zählen. Alle diese Fibrillen sind markhaltig und mit Schwann'scher Scheide versehen durch ein sehr entwickeltes Epineurium zu einem Bündel zusammengekittet.

Ich habe, wie dies auch Fig. 9 zeigt, auf vielen Schnitten mehrere Stämmchen von verschiedenen Seiten zur äusseren Balglage treten sehen, und bin geneigt, dies um so mehr als Regel anzunehmen, als auch bei den Haaren ohne Schwellkörper solche Verhältnisse stattfinden. Diese Stämmchen durchbohren dann in der Nähe des unteren Haarbalgpoles — nie rücken sie über das untere Dritttheil hinauf oder bis zum centralen Pole selbst herunter — die äussere Lage, der stärkste Ast gewöhnlich mit der perforirenden Balgarterie gepaart. Bis zu dieser Stelle ist ihr Verlauf immer mehr oder weniger geschlängelt, namentlich bei den Wiederkäuern, wo die Primitivfasern überhaupt weniger zahlreich und minder dicht gelagert sind. An der Aussenfläche des Balges gelang es mir nie Nerven nachzuweisen. Dort verlaufende Stämmchen strebten entweder der Haut zu, oder sie endeten, wie Goldpräparate bewiesen, an der Balgmuskulatur, waren also motorischer Natur.

Die weitere Verästelung findet nun in der Weise statt, dass die

Hauptstämmchen gleich nach ihrem Eintritt sich in mehrere Zweige theilen, welche auf den Trabekeln des spongiösen Körpers verlaufend auf dem kürzesten Wege zur inneren Balglage herüberziehen, die sie nach kurzem circulären oder transversalem Verlaufe mit einem kelchförmigen Geflechte umgeben, dessen Bündel parallel der Haarachse gegen den conischen Körper hin verlaufen. Die Gesammtheit dieser Stämmchen, die aus je circa 3—20 Primitivröhren bestehen, tritt nun meist in der Mitte der inneren Balglage durch Anastomosen mit einander in Verbindung. Dieselben werden durch stärkere oder schwächere Aestchen oft auch nur durch einzelne Fibrillen, die vom Hauptstamm abgehen, gebildet. Sie sind entweder einseitige oder wechselseitige, entweder peripher oder central verlaufend, von kürzerer oder längerer Dauer und »man kann eine und dieselbe Faser oft lange Strecken weit verfolgen, und sie bald an dieses, bald an jenes Bündel sich anlegen sehen, um es nach verschieden langem Verlauf wieder zu verlassen« (Gegenbaur). Hierdurch kommt der beschriebene spitzmaschige kelchartige Plexus ohne eingestreute Ganglien zu Stande. Seine Maschen werden, da die Theilungen der Stämmchen proportional ihrem Verlaufe zunehmen, je näher dem conischen Körper um so zahlreicher und enger. Der conische Körper selbst, also vom Ringwulst an nach aufwärts, ist dann nur mehr von den Ausstrahlungen dieses Plexus, den nun nicht mehr anastomosirenden, markhaltigen ziemlich parallelen Primitivfibrillen umgeben, die schon ziemlich fein geworden sind und der Glashaut dicht aufliegen. Der Umstand, dass sie sich nicht mehr theilen, kennzeichnet sie als wirkliche Terminalfasern. Während die Hauptstämme bei Pferd, Schwein, Hund und Katze meist ziemlich gerade verlaufen, sind sie bei Rind und Schaf sehr locker und oft spiralig angeordnet. Durch spiralen Verlauf der Terminalfasern zeichnet sich namentlich der conische Körper der Ratte aus. An mit Goldchlorid behandelten Präparaten zeigen die Terminalfasern, die übrigens je nach der Thierart sehr in ihrer Dicke schwanken können, die oft beschriebenen varicösen Anschwellungen.

Dies ganze Geflecht bezeichne ich als die superficielle Lage des intrafolliculären Plexus.

Führt man nun die Schnitte durch die Achse des Haares in sagittaler Richtung, so fällt ein unter dem oberflächlichen liegender tiefer Plexus auf. Nicht alle von den Hauptbündeln des ersteren abtretenden Fasern betheiligen sich nämlich an der oberflächlichen Anastomosenbildung. Ein Theil derselben strebt vielmehr gleich nach

ihrer Abzweigung von den grösseren Stämmchen in circulärem oder schiefem Verlaufe gegen die Tiefe der inneren Lage und ihre untere Abtheilung zu. Diese Fasern sind ziemlich zahlreich und gehen in jeder Höhe der Haarwurzel bis zum unteren Ende des conischen Körpers hin ab. Auch sie gehen wenigstens bei Hund, Katze, Pferd, Ratte zahlreiche Anastomosen ein, doch ist für dieses Geflecht charakteristisch, dass sich seine Fasern nie zu Bündeln vereinigen. Diese tiefe Lage des intrafolliculären Geflechtes besteht vielmehr aus einem weitmaschigen nur von einzelnen markhaltigen Primitivfibrillen gebildeten vom Grunde des Haarsackes bis zum conischen Körper reichenden Netze. Diese Verhältnisse lassen sich am besten auf Serienquerschnitten durch das Haar controliren. Je weiter gegen die Eintrittsstelle der Follikelnerven zu desto weniger aber um so stärkere Stämmchen umgeben die innere Balglage, je weiter nach oben, desto weniger stark, aber um so zahlreicher werden ihre Querschnitte und die häufiger auftretenden Schiefschnitte einzelner Fasern deuten auf die nun öftere Bildung von Anastomosen hin. Wirklich circulären Verlauf konnte ich über dem conischen Körper nur bei der Ratte constatiren. Am conischen Körper selbst erhält man nur mehr die äusserst zahlreichen gürtelförmig dicht der Glashaut anliegenden Querschnitte der Terminalfäden. Unter diesen dem superficiellen Geflecht angehörenden Fasern sieht man dann das secundäre Geflecht aus schiefen und transversalen, oft die ganze Hälfte des Querschnitts umkreisenden Fibrillen des secundären Plexus ebenfalls der Glashaut zustreben. Er ist am stärksten entwickelt bei der Ratte, am schwächsten und fast nur aus longitudinal verlaufenden Fasern bestehend beim Schwein.

Von dem angegebenen Schema machen die Einhufer und Wiederkäuer eine Ausnahme. Bei diesen Thieren streben nämlich nicht alle aus der Theilung der eintretenden Nerven hervorgegangenen Stränge sofort der inneren Balglage zu, sondern ein Theil zieht an der inneren Fläche der äusseren Lamelle oder den mehr nach aufwärts verlaufenden Balken in die Höhe um entweder von allen Seiten her in jeder Höhe zur inneren Lamelle herüberzulaufen und mit den bereits in ihr hinziehenden Bündeln zu anastomosiren, oder einzelne Fasern benutzen einen oder den anderen der obersten zum conischen Körper ziehenden Balken, um auf ihm in schlingenförmig rückläufiger Biegung der Wurzelscheidenanschwellung zuzustreben. Diese von Dietl[1]

[1]) a. a. O. Bd. II, p. 4.

zuerst für das Rind angegebenen Verhältnisse, konnte ich für die Wiederkäuer und das Schwein bestätigen. Bei letzterem und dem Pferde treten jedoch diese Fasern schon beiläufig in der Mitte der inneren Balglage zu den bereits dort befindlichen herüber. Bei diesen Thieren wirkte also das Fehlen oder die rudimentäre Ausbildung eines Ringwulstes und Ringsinus modificirend auf die Anordnung des intrafolliculären Plexus ein.

Während über die angegebenen Verhältnisse bei allen Autoren ziemliche Uebereinstimmung herrscht, traten bereits wegen der zuerst von Gegenbaur[1]) beschriebenen Umbiegungsschlingen des oberflächlichen und tiefen Plexus Differenzen auf, indem sie Odenius[2]) als Artefacte erklärte und nur hie und da transversalen Verlauf beobachtet haben will. Jobert spricht von einem unter den Talgdrüsen befindlichen marklosen ringförmigen Nervengeflecht (Schwein, Maulwurf) das von einem zweiten von der Haut herkommenden Stämmchen gebildet werden sollte und selbst wieder einige Ausläufer gegen die Haut hin sende. Dietl[3]) widerspricht Odenius, behauptet Umbiegungsschlingen und einen schon von Leydig für die Maus beschriebenen Nervenkranz im conischen Körper, den er jedoch im Gegensatz zu Jobert aus den Terminalfasern des oberflächlichen Plexus des intrafolliculären Geflechtes hervorgehen lässt. Leider gibt er keine Abbildung und scheint sich über den »Nervenring« nicht ganz klar geworden zu sein. Sertoli und Bizzozero läugnen etwas Derartiges für Pferd und Hund. Schöbl behauptet ihn, nachdem er ihn erst, wie bekannt, an nicht schwellkörperhaltigen Haarbälgen im Fledermausflügel, Fledermausohr, Igelohr nachgewiesen hatte, mit aller Energie für alle Haare der Igelschnauze und verlegt ihn unter die Talgdrüsen, er lässt ihn aus marklosen Fasern bestehend mit der Glashaut in Verbindung treten und Fasern zur Papille nach abwärts schicken. Redtel schildert ebenfalls eine Art Nervenring bei der Fledermaus. Moisisovics, der ebenfalls wie Jobert den Maulwurf und ausserdem die Maus untersuchte, erwähnt nichts Derartiges, bestätigt also durch sein Schweigen die Angaben Leydig's, Jobert's und Dietl's nicht. Der neueste Untersucher, Merkel, geht blos auf die Endigungen der Nerven ein ohne über ihren sonstigen Verlauf Angaben zu machen.

---

[1]) a. a. O. [2]) a. a. O.

[3]) Hinsichtlich seiner und der folgenden Autoren siehe die Tabelle, wo die Werke aufgeführt sind.

Angesichts dieser Differenzen ergeben sich folgende Fragen zur Beantwortung:

1) Finden sich Umbiegungsschlingen und wo finden sie sich?

2) Existirt ein Nervenring in der Talgdrüsenregion und kommt er allen Thieren zu?

Nach meinen Untersuchungen gestaltet sich die Sache folgendermassen:

Osmiumpräparate zeigen, dass die Terminalfasern, wie erwähnt noch sämmtlich markhaltig, am conischen Körper in die Höhe ziehen. Während sie sich nun, der Glashaut dicht anliegend, theilweise in dieselbe einzusenken scheinen (schwache Vergrösserung), sieht man andere mehr oder weniger geschlängelt bis nahe an die Talgdrüsen emporziehen und sich dann in schlingenförmiger Umbiegung mit ihrem rückläufigen Schenkel der Bucht über der Anschwellung zuwenden und in die äussere Wurzelscheide verlieren. Diese Anordnung findet sich bei Pferd, Schaf und Rind, doch scheint die Ausbildung der Schlingen manchen individuellen Schwankungen zu unterliegen, da ich sie auf verschiedenen Präparaten in wechselnder Entwicklung vorfand. Beim Schweine, dessen Plexus sich durch sehr feine Fasern auszeichnet, ist der Verlauf ganz gestreckt, es finden sich kaum da und dort Andeutungen einer Schlinge. Bei den Thieren, welche einen Ringsinus besitzen, finden sich ebenfalls in der Höhe des conischen Körpers Umbiegungsschlingen.

Zu dieser einen Art gesellen sich dann noch die schlingenförmig oft sogar, wie Sertoli fürs Pferd erwähnt und ich auch für die Ratte fand, in Achtertouren verlaufenden Nervenschlingen des intrafollicularen Plexus, sowohl im superficiellen als tiefliegenden Theile. Nur das Schwein zeichnet sich durch den Mangel dieser Schlingen aus.

Die Schlingen finden sich demnach bei den Hausthieren an den angeführten Orten und sind keineswegs Kunstproducte, da sie sich an Osmiumsäure- und Goldpräparaten stets in reicher Anzahl nachweisen lassen.

Hinsichtlich der Existenz eines Nervenringes und der Allgemeinheit seines Vorkommens ergab sich weiter:

Weder beim Pferd, Schaf, Rind noch Schwein konnte ich, abgesehen von den einzelnen transversalen Fasern im tiefliegenden Netz, in der Nähe des conischen Körpers einen längeren circulären Verlauf grösserer Fasermassen beobachten. Wohl sieht man auf einzelnen Präparaten in der Nähe der circulären Faserlage der äusseren Balglamelle hie und da einzelne markhaltige querverlaufende Fasern

von wechselnder Länge des Verlaufes: auch im conischen Körper kann man eine oder die andere transversal verlaufende Nervenfaser bemerken, aber von einem Nervenring zu reden, bietet sich keine Berechtigung. Ich stimme also mit Sertoli und Bizzozero hinsichtlich des Pferdes überein und befinde mich für das Schwein in Widerspruch mit Jobert. Ich habe letzteren im Verdacht, ein schwellkörperloses Haar beschrieben zu haben, da sich auf seiner Abbildung kein spongiöser Körper findet. — Auch bei den Fleischfressern findet sich kein Nervenring.

Allerdings fällt nun im conischen Körper, namentlich auf Tangentialschnitten, die Wurzelscheidenanschwellung (siehe Fig. 9) durch ein eigenthümlich hyalines, querstreifiges, korbartig geflochtenes Aussehen auf, das ich schon im ersten Theile zu erwähnen Gelegenheit hatte. Es wird aber hervorgerufen durch die Glashautvorsprünge und die dazwischen liegenden hellen blasigen Gebilde, die namentlich bei schwacher Vergrösserung und schlechter Osmiumsäurewirkung zu Täuschungen Veranlassung geben können, wie es vielleicht bei Jobert der Fall war.

Bei der Ratte dagegen findet sich, wie Leydig und Dietl richtig angaben, ein ganz enorm entwickelter Nervenring unter den Talgdrüsen. Leydig spricht sich über die ihn constituirenden Fasern gar nicht aus, Dietl [1]) folgendermassen: »Bei anderen Thieren wiederum, vorzüglich bei der Gattung Mus, ist der conische Körper selbst sehr reich an Nerven; diese bilden hier, wie schon frühere Beobachter constatirten, einen Kranz um das Haar und zwar so, dass die Nervenfasern gerade nach aufwärts ziehen, dann in transversaler Richtung eine kleinere oder grössere Strecke verlaufen und schliesslich sich wieder abwärts wenden. In diesem Verlaufe anastomosiren sie vielfach zum Theil in regelmässigen Formen. An meridionalen Längsschnitten findet man daher im conischen Körper meist nur Querschnitte der die Wurzelscheide so umkreisenden Fasern, die an Osmiumsäurepräparaten sich durch ihre dunkle Färbung deutlich darstellen, an nicht gefärbten dagegen viel zur Helligkeit des conischen Körpers beitragen mögen.«

Dieser Schilderung kann ich nicht beipflichten, gelangte vielmehr zu folgenden Resultaten:

Meist sieht man bei der Ratte an günstigen Schnitten ausser den Follikelnerven noch ein oder mehrere Nervenbündel aus dem Haut-

[1]) a. a. O. Bd. II, p. 9.

geflecht stammend in horizontalem Verlauf von verschiedenen Seiten zum Halse der Haartasche über den Talgdrüsen herziehen. Bald theilen sie sich und während ein Theil gegen den trichterförmigen Eingang des Follikelhalses zuzieht, umgreift er denselben in circulären Touren. Die grössere Menge dagegen strebt der Talgdrüsenregion zu, bildet aber, auf diesem Wege sich vielfach theilend, den mit dem ebengenannten anastomosirenden, theils aus circulär, theils aus längsverlaufenden Fasern bestehenden weitmaschigen Plexus des Haartaschenhalses. An dieser Stelle wird die Untersuchung durch das häufige Vorhandensein von zahlreichen Pigmentmassen wesentlich erschwert. Dieselben liegen in unregelmässigen oder sternförmigen Massen dichtgedrängt unter der Epidermis des Follikelhalses im Schleimnetz. Aus dem erwähnten Geflechte treten dann meist noch einige stärkere Aeste unter die Talgdrüsenregion herein und bilden dann hier dicht über der Bucht der Wurzelscheidenanschwellung ein dichtes kranzartiges Flechtwerk concentrischer und übereinanderliegender Fasern, deren ich an manchen Präparaten 30—50 gezählt habe. Da sie an Osmiumsäurepräparaten tintenschwarz erscheinen, sind sie markhaltig, zugleich schliesst diese Controle eine Verwechslung mit anderen allenfalls durch Goldchlorid sich färbenden Elementen völlig aus.

Da ihre Anzahl an Osmiumpräparaten stets geringer erschien als an Goldpräparaten, rechtfertigt sich der Schluss auf ein Vorhandensein markloser Fasern neben den markhaltigen. Der bei den Mäusen vorhandene Ring constituirt sich also aus markhaltigen und blassen Fasern, welche als Ausläufer von Hautästen mit dem intrafolliculären Plexus völlig verschiedenen Ursprung haben.

Schöbl scheint beim Igel Aehnliches gesehen zu haben, da er auf Fig. 4 der Taf. XI an einem schwellkörperhaltigen Haarbalg des Igelrüssels zwei Stämmchen von oben her zu seinem allerdings sehr schematisirten Ringe, den er richtig unter die Einmündung der Talgdrüsen verlegt, herantreten lässt. Eine weitere Beschreibung desselben gibt er nicht. Die weiteren Schicksale seines Nervenrings sind aus dem Vorhergehenden bekannt. Ich bestreite die Zusammensetzung aus blassen Fasern allein und sah nie Fasern von ihm senkrecht an der Innenfläche der Glashaut nach abwärts ziehen.

Angesichts der Thatsache nun, dass ein derartiger Nervenring sich nur an den Spürhaaren der Mäuse (Leydig, Dietl, ich), des

Maulwurfs (Jobert), des Igels (Schöbl), der Fledermäuse (Redtel. Schöbl) findet, ist vielleicht die Hypothese gerechtfertigt, dass dieser Apparat eine wesentliche Verfeinerung des Perceptionsvermögens erleichternd vorwiegend den nächtlichen Thieren zukomme. Ausgedehntere und genaue Untersuchungen dürften diese Hypothese vielleicht bewahrheiten[1].

Um sich über das weitere Verhalten der Terminalfasern klar zu werden, bedarf man stärkerer Vergrösserungen. Hinsichtlich der Angaben über ihre Endigung blieb mir nichts übrig, als dieselben in beiliegender Tabelle möglichst übersichtlich zusammenzustellen, welche zugleich die ganze über schwellkörperhaltige Haarbälge bis jetzt vorhandene Literatur angibt.

**Literatur über die Spürhaare**
und Angaben der Autoren über die Nervenendigung.

| Jahreszahl. | Autor u. Werk. | Art der Endigung. | Ort der Endigung. | Thier. |
|---|---|---|---|---|
| 1769 | Haller. Elementar. Physiologie Tom. V. | | | |
| 1820 | Gaultier. Journ. de Physique. | | | |
| 1822 | Heusinger. System der Histologie. | | | |
| 1831 | Eble. Die Lehre v. d. Haaren. Wien. | Theils falsche theils richtige Angaben über den auffallenden Blutreichthum der Bälge und ihren Bau, ohne auf nähere Details oder Innervation einzugehen. | | |
| 1846 | Bendz. Handbog, den Almindelige Anat. Kjobenh. | | | |
| 1850 | Steinlin. Zur Lehre v. Baue u. v. d. Entwickl. d. Haare. Zeitschrift f. rat. Med. | | | |

[1] Durch neuere Untersuchungen der schwellkörperhaltigen Haare der Maulwurfschnauze gelang es mir auch bei diesem Thier an derselben Stelle einen ebenso angeordneten Nervenring nachzuweisen wie bei Ratte und Maus.

| Jahreszahl. | Autor u. Werk. | Art der Endigung. | Ort der Endigung. | Thier. |
|---|---|---|---|---|
| 1851 | Gegenbaur. Untersuchg. über d. Tasthaare einiger Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. III. | Lässt sie, nachdem er ein oberflächliches und tiefliegendes Netz beschrieben und auf häufige Anastomosen aufmerksam gemacht hat, auffallend feiner werden, blässere Contouren bekommen und endlich ganz verschwinden, »ohne dass über ihr weiteres Schicksal etwas Bestimmtes zu ermitteln wäre.« | Nicht angegeben. | Fuchs, Katze, Wiesel, Hase, Kaninchen, Ratte, Waldmaus, Spitzmaus, Schwein, Rind. |
| 1859 | Leydig. Studien über die äussere Bedeckung der Säugethiere. Archiv für Anat. u. Physiol. v. Reichert u. Du Bois Reymond. | Sah beim Rinde in der sulzigen Schicht (innere Balglage) ein reiches Endnetz. Bei der Maus beschrieb er eine Art Kranz der Nerven über dem Ringsinus, der zur äusseren Wurzelscheide vorzustreben suche. Beim Hunde beschrieb er in der äusseren Wurzelscheide Körper von specifischer Natur — möglicherweise nervöse Terminalgebilde. Ein Nachweis ihres Zusammenhanges mit den Nervenfasern war nicht zu führen. | In der äusseren Wurzelscheide des Hundes? | Rind, Hund, Maus. |
| 1862 | Gurlt. Untersuch. über d. hornigen Gebilde des Menschen u. d. Haussäugethiere. Müller's Archiv. | Wiederholung der Leydig'schen Angaben. | | Hausthiere. |
| 1862 | Leo Vaillant. Note sur les poils du tact de mammifères. Gaz. med. Paris. | Bringt zu dem Vorhandenen nichts Neues hinzu. | | |
| 1866 | Odenius. Beitrag zur Kenntniss des anat. Baues der Tasthaare. Deutsch in M. Schultze's Archiv f. mikr. Anat. Bd. II. | Bringt, wenn auch mit einer gewissen Reserve, die ersten Angaben über die Art und Weise der Endigungen. Er lässt die Fasern ihre Markscheide verlieren und eine in ihrer Zusammensetzung unklare Terminalfaser übrig bleiben. Dies geschieht, nachdem die Fasern während ihres Verlaufs nach oben mehr parallel geworden sind und sämmtlich in einer Ebene ausgebreitet, | Im conischen Körper, auf der homogenen Membran. | Katze, Ratte, braune Hausmaus, Hund, Kaninchen, Ochse, Meerschweinchen. |

| Jahres-zahl. | Autor u. Werk. | Art der Endigung. | Ort der Endigung. | Thier. |
|---|---|---|---|---|
| 1866 | Odenius. | den ganzen Umfang der äusseren Wurzelscheide umgeben. Theilungen der glänzenden dicht neben einander liegenden Terminalfasern und Umbiegungsschlingen (Gegenbaur) kämen nicht vor. Die Terminalfasern verliefen blass in einer homogenen von rundlichen Kernen durchsetzten Substanz im conischen Körper um ihr Ende in einer länglich runden, feingranulirten Anschwellung auf der Glashaut zu erreichen. Er läugnet die Leydig'schen Körper als Endorgane, da sie im Bereiche des cavernösen Körpers lägen, die Enden aber höher oben zu suchen seien. Ein Durchtreten von Nervenfasern durch die Glashaut habe er nie beobachtet. Biegungen der Nervenfasern nach einwärts seien Artefacte. Er spricht von hie und da bemerkbarem transversalem Verlauf der Nerven. Der Ringwulst ist nervenlos. | | |
| 1870 | Burkardt. Ueber die Nervenendigung in den Tasthaaren der Säugethiere. | Lässt sie im Ringwulst als ein aus den plötzlich marklos gewordenen Fasern hervorgegangenes blassesNetz enden. Dasselbe stehe mit den Kernen des Ringwulstes in Verbindung. | Im Ringwulst. | Hausmaus, Kaninchen, Katze, Meerschweinchen. |
| 1871 | Beil. Ueber die Nervenendig. in den Haarbälgen einiger Tasthaare. Inaug.-Diss. Göttingen. | Kann hier, da er nur Haare ohne schwellkörperhaltigen Balg beschreibt, nicht berücksichtigt werden. | | |
| 1871 | Paladino e Lanzillotti-Buonsanti. Sulla minuta struttura e sulla fisiologia dei peli tattili. Estratto dal Bulletino dell' | Nichts Genaueres, meist physiologische Studien. | | Hausthiere u. Maus. |

| Jahreszahl. | Autor u. Werk. | Art der Endigung. | Ort der Endigung. | Thier. |
|---|---|---|---|---|
| | Associazione dei Medici e Naturalisti per mutua istruzione No 7. 1871. | | | |
| 1871 | PALADINO. Sulla terminazione dei nervi cutanei delle labbra. Bullet. del Assoc. dei Med. et Natur. Napoli. No. 10. | Lässt einige Fasern die Markscheide verlieren, andere sie behalten. Konnte kein Ende bestimmt wahrnehmen, läugnet aber ihr Ende im Ringwulst oder der Höhe des conischen Körpers. | | Pferd. |
| 1872 | WIELIKY's | Arbeit konnte ich leider nicht zu Handen bekommen. Er beschrieb ein blasses Terminalnetz in der äusseren Wurzelscheide der Spürhaare der Säuger. | Aeussere Wurzelscheide. | |
| 1872 | JOBERT. Recherches sur les poils du tact. Annales des sciences nat. V. serie. Zoolog. Tom. XVI Article No. 5. | Lässt die Nerven im conischen Körper, der hyalines Aussehen besitzt, nach Verlust ihrer Markscheide kleine angeschwollene Kerne bilden. Er wagt es nicht ODENIUS zu widersprechen, hält aber eine Revision für nothwendig. Bei Maulwurf und Schwein sah er marklose Fasern nach vorherigem spiraligem Verlauf am conischen Körper senkrecht in die Höhe steigen. Zu diesen gesellt sich eine zweite von der Oberfläche der Haut herkommende von mehreren Seiten an die Haarhüllen herantretende Partie, welche in der Gegend unter den Talgdrüsen ein diffuses Geflecht, einen Nervenring bilden, von dem aus 1 oder 2 Fasern in die Höhe ziehen. Die übrigen Nerven verlieren sich marklos in der Gegend unter den Talgdrüsen. | Conischer Körper. Region unter den Talgdrüsen, ohne nähere Details anzugeben. | Maulwurf, Schwein. |
| 1872 | SERTOLI und BIZZOZERO. Sulla terminazione dei nervi nei peli tattili. Milano. | Wiesen mittelst Vergoldung einen Complex multipolarer sowohl unter sich als auch mit blassen Fasern zusammenhängender Körperchen zwischen den Cylinderzellen der äusseren Wurzelscheide | Aeussere Wurzelscheide, namentlich ihre Anschwellung. . | Pferd, Hund. |

| Jahreszahl. | Autor u. Werk. | Art der Endigung. | Ort der Endigung. | Thier. |
|---|---|---|---|---|
| | | nach. Diese Zellen seien nicht analog mit den LANGERHANS'schen Körperchen, die übrigens neben ihnen vorkämen. Sie läugnen einen Nervenring und eine Endigung im conischen Körper. | | |
| 1871<br>1872<br>1873 | DIETL. Untersuchungen über die Tasthaare. Sitzungsberichte der k. k. Akademie d. Wissenschaften Bd. LXIV. 1. Abth. Juliheft 1871. 2. Abth. Juliheft 1872. Bd. LXVIII. 3. Abthl. Decemberheft 1873. | Lässt die Nerven, nachdem er seine 1871 angedeutete Hypothese, dass die Nerven im schildförmigen Körper (Ringwulst) enden, corrigirt hatte, die Nervenfasern im oberen Theile der äusseren Wurzelscheide nach einwärts umbiegen, marklos werdend die homogene Membran durchbohren und den Epithelzellen der äusseren Wurzelscheide zustreben. Die Faser senke sich zwischen die Epithelzellen ein, oder lege sich in anderen Fällen mit einer kleinen oblongen Anschwellung an die Grenzzellen an. Er lässt es (Bd. II pag. 8) dahingestellt, ob diese Gebilde wirklich als Terminalgebilde zu betrachten seien. Ein Ende im conischen Körper sei nirgends mit Bestimmtheit nachzuweisen. Er lässt schliesslich alle Fasern im oberen Dritttheil der äusseren Wurzelscheide im Bereiche der 1. bis 3. Zellenlage enden. (Bd. II pag. 12.)<br>Nach Besprechung einiger gleichzeitiger Arbeiten (Bd. III pag. 5) endigt er seine an neuen Thatsachen reiche Untersuchung mit der »Vermuthung, dass die Nerven wie nur immer im Epithel der äusseren Wurzelscheide ihr Ende erreichen.« | Aeussere Wurzelscheide, oberes Drittheil. | Rind, Schwein, Hund, Katze, Ratte, Kaninchen, Wiesel, Pferd, Eichhörnchen, Maulwurf. |
| 1873 | SCHÖBL. Ueber die Nervenendigung an den Tasthaaren der Säugethiere, sowie über die fei- | Betrachtet alle Haare der Igelschnauze als Tasthaare, da jedes derselben mit Nerven versorgt sei. Unter den Talgdrüsen befinde sich ein prachtvoller Nervenring aus marklosen Fasern, welche mit der Glashaut in Verbin- | Region unter den Talgdrüsen in der Glashaut. | Igel. |

| Jahreszahl. | Autor u. Werk. | Art der Endigung. | Ort der Endigung. | Thier. |
|---|---|---|---|---|
| | nere Structur derselben. M. SCHULTZE'S Arch. f. m. Anat. Bd. IX. | dung tretend in deren längsrippenartigen Falten nach abwärts verlaufen. | | |
| 1873 | REDTEL. Der Nasenaufsatz des Rhinolophus Hippocrepis. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. XXIII. | Lässt die Nerven in blassen birnförmigen Kolben, die structurlos und von mattgrauer Farbe, enden. Sie umgeben den Follikelhals nach oben zahlreicher, nach unten spärlicher. Die Fasern sind marklos und verlaufen am Follikelhalse ziemlich parallel. Sie verlaufen in der inneren Balglage am Follikelhalse zwischen rundlichen, blassen Körpern, die von einer hellen Contour umgeben sind und mitunter etwas wie einen abgerissenen Fortsatz erkennen lassen. Ihre Form und Farbe werden in Osmiumsäure nicht verändert. Sie fehlen wo sich circuläre Fasern finden. — (Es fehlt also eine Art Nervenring.) Er möchte ihnen nervösen Charakter zuerkennen, konnte aber keinen Zusammenhang mit Nerven nachweisen. Er schliesst sich ODENIUS an und tritt DIETL und SERTOLI energisch entgegen und bestreitet ein Durchtreten der Nerven durch die Glashaut. | Endknöpfchen im conischen Körper ausserhalb der Glashaut. | Rhinolophus Hippocrepis. |
| 1875 | MOISISOVICS. Ueber die Nervenendigungen in der Epidermis der Säuger. | Lässt seine Fasern, deren Zusammenhang mit LANGERHANS'schen Körperchen er läugnet, in kölbchenartigen Anschwellungen in der äusseren Wurzelscheide knapp vor der inneren Wurzelscheide endigen. Nähere Details fehlen, ebenso Angaben über das Vorhandensein eines Nervenringes. | Aeussere Wurzelscheide ohne nähere Localisation. | Maulwurf, Maus. |
| 1876 | MERKEL. Tastzellen u. Tastkörperchen bei d. Hausthieren und beim Menschen. M. | Lässt ohne detailirtere Angaben die Nerven nach Durchsetzung der Glashaut in Tastzellen enden. Diese bilden unter den Talgdrüsen einen gürtelförmigen Ring um das Zellenrohr der äusse- | Aeusserste Zellenlage der äusseren Wurzelscheide unter den Talgdrüsen. | Schwein. |

| Jahres-Zahl. | Autor u. Werk. | Art der Endigung. | Ort der Endigung. | Thier. |
|---|---|---|---|---|
| | Schultze's Arch. f. m. A. Bd. XI. | ren Wurzelscheide, in deren äusserster Zellschicht sie liegen. Einen factischen Zusammenhang zwischen Nerv und Zelle zu führen war er nicht im Stande. Serienschnitte sollen ihn beweisen. Er vermuthet die Identität seiner Tastzellen mit den von Sertoli und Dietl beschriebenen Gebilden. Die Langerhans'schen Körper seien bindegewebiger Natur, Pigmentzellen. | | |

Die vorliegende Arbeit war gerade im Abschluss begriffen als ich im XV. Band des Arch. f. mikr. Anat. die Abhandlung Löwe's »Bemerkungen zur Anat. der Tasthaare« fand, Verfasser will beim Kaninchen in der Höhe des Ringwulstes an der Wurzelscheide, die dort etwas verdickt erscheint, eine deutlich gesonderte äussere dunklere und innere hellere Partie wahrgenommen haben. Die äussere Partie ist an der Stelle, wo der Nerv unter dem Ringwulst plötzlich wie abgeschnitten aufhören soll, auf dem Durchschnitt hügelig erhoben und zeigt einen spindelförmigen Durchschnitt. Da der Nerv hier nicht weiter zu verfolgen sei, nimmt er fälschlich an, dass hier der von mehreren Autoren übereinstimmend (?) geschilderte Nervenring durch den Schnitt getroffen sei. Er scheint nicht viele Präparate angefertigt zu haben, um durch eigene Anschauung die widersprechenden Angaben der Autoren zu berichtigen, sonst hätte er das Unrichtige seiner Behauptung und Zeichnung bald einsehen gelernt. Verfasser konnte weder ein Durchtreten der Nerven durch die Glashaut wahrnehmen, noch ein Eintreten derselben in einzelne Zellen. An der Ringwulstseite seien die äusseren Zellenlagen des Epithels der äusseren Wurzelscheide durch ihre dunklere Färbung charakteristisch vom übrigen Epithel unterschieden, was auf einer mehrfachen Schichtung der die Circumferenz der äusseren Wurzelscheide sonst in einfacher Lage umgebenden Cylinderzellen begründet sei. Löwe fasst nun, indem er diese Stelle als specifisches Tastorgan betrachtet, den Ringwulst als bindegewebiges Tastkissen, der auf ein Epithel drücken könnte, das zwar im Ganzen ebenso beschaffen sei, wie an den übrigen Punkten der Haarwurzelscheiden, das aber durch seine Mächtigkeit und eine eigenthümliche Modification der untersten Zellenlagen, in welchen mit Wahrscheinlichkeit die Nervenenden zu suchen seien, sich auszeichne.

Aus der Tabelle ergibt sich, dass, abgesehen von der Leydig'schen Vermuthung, dass die in der äusseren Wurzelscheide des Hundes vorkommenden kugeligen Gebilde möglicherweise als Terminalgebilde betrachtet werden könnten, zuerst Odenius Angaben über die Endigung der Terminalfasern gemacht hat. Wenden wir uns nun zu den von Leydig zuerst beschriebenen Gebilden in der äusseren Wurzel-

scheide des Hundes. Es finden sich bei diesem Thiere rundliche oft drusenartig aussehende glänzende, in Osmiumsäure bräunlich sich färbende Körperchen. Oft liegen sie in einem hellen Hof und zeigen etwas wie einen Fortsatz. Ihre Anzahl ist eine sehr wechselnde, ihr Vorkommen so ziemlich in der ganzen äussern Wurzelscheide bis in die Nähe ihrer Anschwellung. Oft fehlen sie ganz. Aehnliche Gebilde fand ich übrigens auch dann und wann bei der Ratte. Ich glaube diese Gebilde, ohne weiter auf ihre Natur einzugehen, aus dem Grunde aus der Reihe nervöser Terminalgebilde streichen zu dürfen, dass ich sie in einer Reihe auf dieselbe Weise mit Osmiumsäure oder Goldchlorid behandelten Schnitten vermisst habe, wobei zu bemerken ist, dass die Schnitte hinsichtlich der Schnittführung und der getroffenen Regionen vollständig gleichwerthig waren. Diese Beobachtung zusammengehalten mit der Unmöglichkeit eines Nachweises ihres Zusammenhanges mit Nervenfasern dürfte als genügende Stütze meiner obigen Anschauung gelten.

Auch die von Burkardt aufgestellte Ansicht, dass die Nerven im Ringwulst ihr Ende erreichten, möchte ich, noch ehe ich weiter gehe, endgültig widerlegen. Er behauptet nämlich mit Osmiumsäure bei der Maus und Katze, Meerschweinchen und Kaninchen im Ringwulst ein blasses nervöses Fasernetz, hervorgegangen aus den plötzlich marklos gewordenen Nervenfasern, das mit den Zellen des Wulstes in Zusammenhang stehen soll. Er glaubte ferner bemerkt zu haben, dass die Kreuzungspunkte der Fäserchen, welche knötchenartig erschienen, im Kerne der Zellen lägen.

Ich führe dagegen nur an, dass man sich mittelst der Osmiumsäurebehandlung bei Katze und Maus — die anderen von ihm angeführten Thiere habe ich nicht untersucht — aufs Deutlichste darüber klar werden kann, dass weder die Fasern des superficiellen noch des tiefliegenden Nervennetzes in irgend welche Beziehung zum Ringwulst treten. Vielmehr zeigen durch diese Gegend gelegte Quer- und Längsschnitte, dass die Fasern unter dem Ringwulst weg dem conischen Körper zustreben. Die Unzulänglichkeit seiner Untersuchung kennzeichnet sich ferner dadurch, dass er den bei den Mäusen so entwickelten Nervenring gar nicht gesehen hat. Eine Endigung im Ringwulst ist schon an und für sich aus dem Grunde nicht gut wahrscheinlich, da nicht alle Thiere, wie gezeigt wurde, einen solchen besitzen. Zur selben Anschauung kam auch Paladino,

der auf Grund seiner Untersuchung beim Pferd den Ringwulst als Ort der Nervenendigung verwirft und auch Dietl, der im ersten Bändchen seiner Abhandlung ohne von Burkardt's Untersuchung Kenntniss zu haben, eine allenfallsige Endigung in diesem Gebilde vermuthet hatte, hat das Irrige dieser Vermuthung sofort im 2. Bändchen corrigirt. Auch Löwe's Hypothese über die Function des Ringwulstes kann ich nicht acceptiren, weil einmal die Fasern immer über ihn hinaus verfolgt werden können und dann auch die hellen Körper sich gerade in der Wurzelscheidenanschwellung, die sich ja über dem Ringwulst befindet, vorfinden.

Gehen wir nun auf die Angaben von Odenius ein, der seine Nerven in kleinen birnförmigen Anschwellungen im conischen Körper enden lässt, so muss ich mich trotz Redtel's energischem Protest gegen die bahnbrechende Behauptung Dietl's, der zuerst ein Durchtreten der Nerven durch die Glashaut nachwies, auf des letzteren Seite stellen. Sertoli und Moisisovics, sowie auch Merkel haben dies bestätigt. Wenn Redtel seine Vertheidigung der Odenius'schen Ansicht für die Fledermaus aufrecht erhält, so ändert dies nichts an den Verhältnissen bei anderen Thieren und es kann höchstens noch die Frage auftauchen, ob nicht neben diesen perforirenden Fasern noch andere im conischen Körper ihr Ende erreichen könnten. Die Enden jedoch, die man dann und wann an dieser Stelle zu Gesicht bekommt, sind sehr zweifelhafter Natur und mangelhafte Imprägnation mit Reagentien, oder die Schnittführung bleiben wohl immer die Bedingung für ihr Auftreten. Nur beim Schwein machten mich Goldpräparate (siehe Fig. 10) einen Augenblick schwankend. Ich sah dort nämlich einzelnen Fasern in der Nähe des conischen Körpers kleine birnförmige, ebenfalls gefärbte Anschwellungen aufsitzen, die jedoch viel grösser waren als die von Odenius beschriebenen. Der Umstand, dass ich sie auch an den besten Osmiumpräparaten vermisste, mahnte mich jedoch zur Vorsicht, und ich kann ihnen umsomehr als sie nur eine flächenhafte Ausbreitung besitzen und keinerlei weitere Structur an ihnen nachzuweisen ist, nur die Rolle von Kunstproducten zutheilen.

Die Art und Weise des Durchtretens der einzelnen Fasern und ihre Structur lassen sich am besten auf Sagittalschnitten studiren. Auf solchen sieht man bald da bald dort markhaltige Fasern entweder in rechtwinkliger Biegung in rückläufigem Bogen oder nach kurzem spiraligen Verlauf der Glashaut zustreben, und sie durch-

bohren. Am deutlichsten sieht man diese Verhältnisse im Bereiche der Verdickung der Glashaut an der Wurzelscheidenanschwellung, da dort natürlich eine Unterbrechung am augenscheinlichsten auffallen muss. Dies ist aber keineswegs, wie Dietl angibt, der einzige Platz, sondern man kann auch, wenngleich in viel spärlicherem Grade, weiter nach abwärts gelegene Durchtrittsstellen zu Gesicht bekommen, deren Beobachtung allerdings durch die grössere Seltenheit und grössere Zartheit der Fasern erschwert wird. Diese Fasern gehören alle dem tiefliegenden, alle in der Wurzelscheidenanschwellung perforirenden gehören dem oberflächlichen Plexus an.

Betrachten wir nun das Verhalten der Fasern selbst: Auf zahlreiche Präparate gestützt muss ich Dietl widersprechen. Während er nämlich angibt, dass die Fasern (Bd. II, p. 5) bei der homogenen Membran angekommen durch Verlust ihrer Markscheide sich zuspitzen und einen blassen aus Achsencylinder und Schwann'scher Scheide bestehenden Terminalfaden darstellen, finde ich sie an guten Osmiumpräparaten sehr häufig markhaltig, indem sie noch als deutlich tintenschwarz gefärbte, mit Schwann'scher Scheide versehene Fädchen sich auch noch an der inneren Contour der Glashaut wahrnehmen lassen. Ich gebe zu, dass man auch Bilder bekommen kann, auf denen die Fasern ihr Mark an der Eintrittsstelle zu verlieren scheinen; da jedoch die markhaltigen in überwiegender Anzahl zur Beobachtung gelangen, so muss ich die oben angeführte Behauptung für die Regel halten.

Im unteren Abschnitte findet man meist nur einzelne durchtretende, im Bereiche der Wurzelscheidenanschwellung dagegen mehrere perforirende Fibrillen. Dort kann man (Pferd) oft 1—4 und mehr zusammenliegend die Glashaut durchbohren sehen.

Sertoli lässt beim Pferde die Primitivfaser nach ihrem Eintritte in die Glashaut sich in einzelne Terminalfäden theilen, ein Verhalten, was ich nie zu Gesicht bekam, ebenso wenig wie die von Dietl beobachteten dichotomischen Theilungen. Man trifft wohl Schnitte, welche scheinbar das von Sertoli geschilderte Verhalten zeigen, genauere Betrachtung lehrt dann aber immer, dass eine oder die andere Faser durchschnitten dicht neben oder unter der anderen liegt, was zu solchen Täuschungen Veranlassung geben kann. In der Glashaut selbst verläuft die Faser gewöhnlich von oben

nach unten, hie und da findet man auch kurzen spiraligen Verlauf. Meist, für die gesellig durchtretenden ist es sogar die Regel, benutzen sie die gegen die Wurzelscheide vorspringenden Verdickungen als Brücken. Die runden kernartigen Gebilde, welche sich durch stärkeren Glanz von den Nachbargeweben abheben, und von Dietl (p. 6, durch ihre Lage beim Eintritte auf der Glashaut und in dieser selbst dicht an den Nervenfasern in gewisse Beziehungen zu diesen letzteren gesetzt wurden, habe auch ich gesehen. Ihre Bedeutung glaube ich auf sehr einfache Weise als Querschnitte von Nervenfasern erkannt zu haben, die schlecht oder gar nicht vom Osmium alterirt wurden. An gut gelungenen Präparaten fehlen sie fast immer, und statt ihrer sieht man die kleinen dunklen Ringe durchschnittener Markscheiden.

Die Fasern treten demnach markhaltig, sich zuspitzend, einzeln oder in Gesellschaft, am zahlreichsten an der Wurzelscheidenanschwellung, weniger zahlreich und immer einzeln in den tiefer gelegenen Partieen durch die Glashaut. Theilungen in Terminalfäden kommen nicht vor. Die gegebene Schilderung tritt für alle von mir untersuchten Thiere in Kraft und es bliebe somit nur noch das weitere Verhalten der Terminalfasern zu erörtern.

Die ersten Angaben über die Art und Weise der Endigung der durch die Glashaut getretenen Fasern verdanken wir ebenfalls Dietl. Er lässt (Bd. II, p. 6) die Terminalfasern zwischen die Epithelzellen der äusseren Wurzelscheide sich einsenken und gibt an, dass man unter günstigen Verhältnissen den Verlauf der Terminalfasern im Bereich der äusseren Wurzelscheide noch weiter bis in die zweite oder dritte Zellenlage verfolgen und beobachten könne, dass sie hier in eine knopfförmige oder oblonge Anschwellung übergehe. Aehnliche Anschwellungen, deren Zusammenhang mit der Nervenfaser verloren gegangen seien, kämen auch in der ersten Zellenreihe vor. Ueber die Enden des kranzförmigen Geflechts der Maus bleibt er im Unklaren, ebenso darüber ob diese Anschwellungen wirkliche terminale Gebilde seien oder nicht.

In seinem dritten Bändchen bespricht er dann die Sertoli'sche Entdeckung eines in der äusseren Wurzelscheide des Pferdes gelegenen Complexes sternförmiger sich in Goldchlorid schwärzender Körperchen, die durch zahlreiche Fortsetzungen sowohl unter sich, als auch mit in zahlreiche Primitivfibrillen zerfallenden Nerven zusam-

menhingen. DIETL[1] identificirt sie, obwohl SERTOLI[2] ausdrücklich betont, dass sie mit den zuerst von LANGERHANS beschriebenen Körpern nicht identisch seien, doch mit diesen, ohne sich auf eine weitere Definition ihrer Natur einzulassen. Auch er sah ihre polygonale Form und massenhafte Anhäufung in der Grenzlage der äusseren Wurzelscheide. Auch LANGERHANS'sche Körper, und zwar wie seine Abbildung Bd. III, Fig. 9 beweist, wirklich die von LANGERHANS beschriebenen Gebilde, sah er in der Höhe der Talgdrüsen. DIETL betont ferner, dass man die SERTOLI'schen Körper auch an guten Osmiumpräparaten in der äussersten Zellenlage der äusseren Wurzelscheide wahrnehmen könne, wo sie sich durch leicht bräunliche Färbung von den Epithelzellen abheben sollen. Zum Schluss macht er noch darauf aufmerksam, dass er durch Gold seine kolbenförmigen Anschwellungen jenseits der ersten Zellreihe der Wurzelscheide in Zusammenhang mit der Terminalfaser zusammenhängend darzustellen im Stande war, und endet seine Betrachtung, aus der hervorgeht, dass er seine knopfförmige Anschwellung nicht mit dem von SERTOLI Gesehenen indentificirt, mit der Vermuthung, »dass die Nerven der Tasthaare, auf welchem Wege immer, im Epithel der Wurzelscheide enden«, steht also von jeder positiven Angabe ab.

Von SCHÖBL's Angaben kommen nur seine letzten (siehe Tabelle in Betracht. Seine Angaben über einen nervösen Wurzelzellkörper, der am Grunde des Haarsacks gelegen, mit Nervenfäden, die in den Glashautfalten vom Nervenring nach abwärts verlaufen, in Verbindung treten sollte, sind bereits genügend abgehandelt worden[3]. Daher zu den MERKEL'schen Angaben.

Dieser Autor beschreibt in den Epithelzapfen der Rüsselscheibe des Schweins an ihrer Basis zwischen den untersten Zellen des Stratum mucosum[4] liegende Tastzellen, welche ohne näheren gegenseitigen Zusammenhang dort zu grösseren Gruppen vereinigt seien. Dieselben sind hell, ihr zarter kernkörperchenhaltiger Kern wird nur bei voller Aufmerksamkeit sichtbar; eine sehr scharf contourirte Hülle, die directe Fortsetzung der SCHWANN'schen Scheide, umgibt sie, während der marklos gewordene Achsencylinder in ihren Leib eingeht. Dieselbe Endigung fände sich in der äusseren Wurzelscheide der Spürhaare und hier könne der Zusammenhang zwischen

[1] Bd. III, p. 12. [2] a. a. O. p. 14.
[3] STIEDA, Archiv f. mikr. Anat. Bd. 8 und ebenda Bd. 9. JOBERT a. a. O.
[4] a. a. O. p. 643.

Nerv und Zelle leicht aus Serienschnitten zusammengetragen und erwiesen werden.

Die Innervation der Rüsselscheibe wurde schon von Jobert und später Moisisovics [1]) untersucht. Ersterer spricht sich folgendermassen aus: »Die Nerven enden in kleinen, sehr einfachen Körperchen, analog denen der Conjunctiva, sie sind sehr klein und schwierig zu sehen. Andere Röhren nehmen gleichmässig ihren Weg in den Papillen und scheinen nicht in Endknöpfchen zu enden. Ich konnte die Art ihrer Endigung nicht feststellen: ist sie interepithelial?« Moisisovics bildet einzelne vergoldete Primitivfasern ab, die nach seiner Schilderung in der Epidermis in Schlangenwindungen sich verjüngend und varicös werdend emporziehen. Sie sollen die schönsten dendritischen Bilder geben und ohne Anastomosenbildung zwischen den Epidermiszellen mit kölbchenartigen Anschwellungen enden. Bei beiden ist also von einer terminalen Zelle keine Rede. Auch Moisisovics überträgt diese Art der Nervenendigung in der Epidermis auf die Haarhüllen und verlegt sie in die äussere Wurzelscheide nahe der inneren. Ueber Zahl und Anordnung der Enden werden von ihm keine Angaben gemacht.

Legt man nun kleine 3 mm breite und 6—8 mm lange Stückchen von der noch warmen Rüsselscheibe eines eben getödteten Schweines auf 12 Stunden in 1 % Osmiumsäurelösung und hierauf auf dieselbe Zeit in destillirtes Wasser, so zeigen feine Schnitte nach Härtung in Alkohol unter einer tiefschwarzen scharf contourirten Wellenlinie — dem Stratum corneum — in schön grünlicher Farbe das Stratum mucosum mit seinen langen, zwischen die schmalen Cutispapillen hereinragenden Epithelzapfen. Die Wellenlinie nun, welche das Schleimnetz von der Cutis abgrenzt, zeigt an den Enden der Epithelzapfen stets einen etwas dunkleren Ton. Zu diesen Enden sieht man stets einige noch markhaltige, einem äusserst entwickelten Hautgeflecht entstammende Nervenfibrillen hinziehen, während da und dort einzelne Fäden in den Papillen ebenfalls noch markhaltig in die Höhe streben, ohne dass sich ihr Ende nachweisen liesse Hat man grössere Stücke vor sich, so sieht man auch die Bündel der Follikelnerven, von dem tieferen und gröberen Plexus stammend, zu den Haarbälgen ziehen. An den Enden der Epithelzapfen bemerkt man dann mit starker Vergrösserung in der That eigenthümliche helle ovale oder runde blasige Gebilde zu grösseren Lagern gruppirt,

[1]) Beide a. a. O.

zu welchen und zwischen welchen sich theils noch markhaltige, theils schon blass gewordene Nervenfasern hinschlängeln oder sich zwischen ihnen verlieren. Die Blasen selbst sind von einer scharf contourirten Hülle begrenzt. Um einen blassen runden oder länglichen Kern findet sich ein heller Hof. Das ganze Ansehen rechtfertigt MERKEL's treffenden Vergleich mit Knorpelzellen in der That. Die Hülle gibt auf Essigsäurezusatz die Reaction elastischer Elemente ohne Deutlicherwerden des Kernes.

Einen directen Zusammenhang mit Nervenfasern konnte ich jedoch mit Osmiumsäurebehandlung ebenso wenig zweifellos feststellen wie MERKEL. KRAUSE's[1] Behauptung, dass diese Dinge theilweise Querdurchschnitte gekrümmter Endkolben darstellten, muss ich als Irrthum erklären. Es handelt sich hier vielmehr um ein von MERKEL zuerst genauer beschriebenes und verwerthetes Vorhandensein von wenigstens an diesem Orte noch nicht bekannten Gebilden.

Will man sich nun über die Identität dieser Terminalkörper, wie wir sie einstweilen nennen wollen, mit den in der äusseren Wurzelscheide sich findenden Endigungen orientiren, so bietet hierzu ein mit Osmiumsäure behandelter Schnitt durch die Rüsselscheibe des Schweines die beste Gelegenheit. Man kann nämlich hier die Nerven in den Epithelzapfen und der äusseren Wurzelscheide an einem und demselben Präparate vergleichen.

Es zeigt sich dann ganz deutlich, dass die im Bereiche der Wurzelscheidenanschwellung gelegenen, schon bei der Glashaut beschriebenen hellen zelligen Gebilde identisch sind mit den in den Epithelzapfen vorhandenen. Ein Blick auf Fig. 11 und 15 erläutert diese Verhältnisse besser als jede Beschreibung. Die Terminalkörper bilden hier in der Ausdehnung der ganzen Wurzelscheidenanschwellung ein continuirliches einschichtiges Lager. Ich hatte nie Gelegenheit, LOEWE's Befund von einer geschichteten Anhäufung dieser Körper in der Nähe des Ringwulstes weder an Quer- noch Längsschnitten zu sehen. Nur durch zarte Brücken der Glashaut von einander getrennt, liegen sie zwischen dieser und den Zellen der äusseren Wurzelscheide fest eingefügt. Die Substanzbrücken können leicht mit den zugespitzten Enden der Nerven verwechselt werden, wie dies von DIETL geschah, der die zugespitzten Fasern oft an eine Grenzzelle sich anlegen sah. Sie sind nämlich nach Osmiumbehandlung ebenfalls dunkler gefärbt.

[1] Handbuch der menschl. Anatomie Bd. I, p. 538. Hannover 1876.

Wechselnde Einstellung klärt jedoch diesen Irrthum leicht auf, indem man sich von ihrem Zusammenhang mit der Glashaut überzeugen und die kolbenförmige Endigung in dem Terminalkörper neben ihnen nachweisen kann.

Je nach der Schnittführung erhält man nun natürlich an reinen Sagittalschnitten durch die Längsachse des Haars nur ein einschichtiges oder, je mehr der Schnitt tangential wurde, ein aus um so zahlreicheren Terminalkörpern bestehendes Stratum. Dieser Umstand erklärt es, warum Dietl seine Enden ganz gut in zweiter oder dritter Zellenreihe, wie er sich ausdrückt, sehen konnte. Man kann sogar ganz grosse Flächenstücke des Terminalkörpermantels auf Tangentialschnitten bekommen, welchem Verhalten auch der Loewe'sche Irrthum entsprungen zu sein scheint.

Im Bereiche unter der Wurzelscheidenanschwellung findet man nur vereinzelte Enden zwischen den Cylinderzellen, die Enden des tiefliegenden Theiles des intrafolliculären Plexus.

Ich konnte diese demnach mit den bei der Glashaut schon erwähnten blasigen, kernhaltigen Gebilden identischen Terminalkörper bei allen Hausthieren nachweisen und finden sich nur Schwankungen hinsichtlich der Grösse. Sehr grosse besitzt zum Beispiel der Hund.

Es wirft sich nun die Frage auf: Sind diese als Terminalkörper bezeichneten Gebilde wirklich nervöser Natur?

Zunächst ist anzuführen, dass Quer- und Längsschnitte an Osmiumpräparaten und Goldpräparaten nirgends weiter als in der äussersten Lage dicht an und in der Glashaut nervöse Elemente nachweisen lassen.

Die Behandlung frischer Schnitte mit dünnen Natronlösungen rechtfertigt ferner den Schluss auf ihre nervöse Beschaffenheit, da sie, wie Merkel richtig angibt, die Terminalkörper in eine gleichmässig granulirte Masse verwandelt. Auch manche andere Gründe sprächen für ihre nervöse Natur. Als unzweifelhaftestes Kriterium kann aber nur der Nachweis ihres Zusammenhanges mit Nervenfasern betrachtet werden. Dieser Nachweis lässt sich nun wie erwähnt in den Epithelzapfen nie zweifellos führen, da die Fasern durch ihre Blässe sowie ihre Schlängelung sehr schwierig im Zusammenhang mit den Terminalkörpern nachzuweisen sind. Auch Macerationsmethoden, um beide isolirt im Zusammenhang sehen zu können, führten nicht zum gewünschten Resultat. Besseren Aufschluss gibt ihr Studium an der Wurzelscheidenanschwellung. Dort lässt sich nämlich zeigen, dass die die Glashaut durchbohrenden Ner-

venfasern sich zuspitzen, um dann mit einer blassen kolbigen oder kugeligen sehr fein granulirten Anschwellung im Inneren der hellen Bläschen an der Glashautinnenfläche zu enden. Der Zusammenhang zwischen Nerv und Terminalkörper lässt sich demnach, wenn auch nicht allzu häufig, an dieser Stelle nachweisen. Aus dieser ganzen Beschreibung geht hervor, und Fig. 3, Bd. II stützt diese Anschauung, dass DIETL wenigstens an einzelnen seiner Präparate dieses Verhalten richtig erkannt hat, wenn auch seine Deutung von der MERKEL's abweicht.

Die von DIETL als Endkölbchen beschriebenen Enden sind also mit MERKEL's Tastzellen und meinen Terminalkörpern, hinsichtlich der Morphologie, Lage und Grösse identisch.

Ich hoffte nun durch die LÖWIT'sche Vergoldungsmethode einerseits bestätigende und vielleicht auch für die Epithelzapfen beweisendere Bilder zu bekommen und in der That geben solche Präparate manchen weiteren Aufschluss. Man bekommt nämlich an ihnen in der Rüsselscheibe eine ganz erstaunliche Menge tief schwarz gefärbter stark geschlängelter Nervenfibrillen aus dem oberflächlichen Hautplexus hervorgehend zu Gesicht, die in die Epithelzapfen eintreten. Theilungen der Fibrillen, sowie Anastomosen fehlen. Ich habe dieses Verhalten nach der Natur abgebildet, da ich nirgends eine Abbildung solcher vergoldeter Nervenbüschel zu Gesicht bekam. Höchst interessant ist ferner, dass dieselben ein ganz ähnliches Verhalten zeigen, wie es jüngst von E. FISCHER[1] für die Terminalfasern der MEISSNER'schen Tastkörper mit der gleichen Methode nachgewiesen wurde. Auch hier findet sich wie dort ein mehr oder minder spiraliger Verlauf, hier wie dort ein Dünnerwerden und Wiederanschwellen. An den Stellen nun wo an Osmiumpräparaten die Terminalkörper in Gruppen sichtbar waren, findet man entweder feine strichförmige Linien, oft halbmondförmig mit oberer oder unterer Convexität, oder aber verzogene unregelmässige kleine Klexe von den mannigfachsten Formen, mitunter noch mit dem Reste einer Hülle. Es sind das wie sich aus Lage und Zahl ergibt, die sehr vergänglichen und in ihrer Form alterirten Terminalkörper. Neben ihnen lässt sich auch bei sonst gut erhaltenen Epithelzellen keinerlei an die Osmiumbilder erinnerndes »tastzellenartiges« Gebilde nachweisen. Mit den LANGERHANS'schen Zellen sind sie ebenfalls nicht zu verwechseln. Der Um-

[1] E. FISCHER, Ueber den Bau der MEISSNER'schen Tastkörperchen. Arch. f. m. Anat. Bd. XII.

stand, dass ihre Färbung stets mit der der Nervenbüschel von Rosa bis Tintenschwarz gleichen Schritt hält, ist ein Beweis, dass sie das Gold in ganz gleicher Weise wie diese reduciren, also nervöser Natur sind.

Bliebe aber noch irgend ein Zweifel, so wird er durch den Nachweis des directen Zusammenhanges zwischen Nerv und Terminalkörper beseitigt. Unter den geschilderten Zerstörungsformen findet man nämlich oft sehr schöne, runde oder ovale knospenförmige Anschwellungen — das Ende der Nervenfaser, welches hier besser erhalten an die Osmiumbilder erinnert. Die relative Seltenheit dieses Zusammenhanges erklärt sich leicht durch den stark geschlängelten Verlauf der Fasern, der durch die Schnittführung häufig unterbrochen werden muss.

Ich muss noch hervorheben, dass Moisisovics, der sich ja auch des Goldchlorids bediente, die Fasern viel zu spärlich abbildet. Auch Jobert scheint sie nicht gesehen zu haben, da er keine Abbildung dieser auffallenden Verhältnisse gibt, und es ist schwer zu sagen, ob er die von Merkel zuerst beschriebenen und hiermit von mir bestätigten Endigungen sah.

Vergoldungspräparate der Haarhüllen fördern ganz in derselben Anordnung wie an Osmiumpräparaten einen Complex ganz eben solcher Körperchen zu Tage. Man kann sich mit Leichtigkeit aus einer Reihe von Präparaten stets Formen aus der Rüsselscheibe des Schweins und der äusseren Wurzelscheide einer beliebigen Thierart zusammensuchen, welche sich völlig gleichen. Auch hier ist die halbmondförmige Form die Regel, doch erhält man auch hier häufig genug Bilder, welche den natürlichen Verhältnissen sehr nahe kommen, indem man bald da bald dort eine schöne kolbige Anschwellung zu Gesicht bekommt. An Präparaten von der Ratte sehe ich sogar den ganzen Mantel der Terminalkörper ziemlich unverzerrt als eine Menge fein granulirter, oblonger Körperchen und theilweise im Zusammenhang mit den Nervenfasern. Dass diese Körper mit den von Sertoli beim Pferde beschriebenen Terminalgebilden identisch sind, unterliegt keinem Zweifel. Und mit dem Nachweis derselben bei den übrigen Haussäugethieren mache ich darauf aufmerksam, dass beide keineswegs, wie Krause[1]) und Dietl annehmen, mit den Langerhans'schen Körpern als gleichwerthig betrachtet werden dürfen. Von einem in der äusseren Wurzelscheide gelegenen blassen intercellularen Nerven-

[1]) Handbuch d. menschl. Anat. Bd. I, p. 542.

netz im Sinne Wieliky's kann auch durch diese Methode keine Spur nachgewiesen werden. Nun hat aber Sertoli Anastomosen, welche die Körperchen unter sich und mit Nervenfasern verbinden sollen, beschrieben. Und in der That macht es hie und da den Eindruck als ob solche existirten. Leicht lässt sich jedoch nachweisen, dass sie stets durch allzustarke Veränderung der Nervenröhren und der Terminalkörper hervorgerufen sind, indem die Fasern durch unregelmässige klexartige Formen unterbrochen erscheinen. Sie liegen jedesmal im peripherstен Theil der inneren Balglage, entsprechen theilweise der Fig. 4 oder 5 von Sertoli und sind durch partiellen Austritt von Nervenmark aus der Schwann'schen Scheide zu Stande gekommen. Ich finde sie immer nur an einzelnen derselben, während sie gerade an den besten Präparaten fehlen. Ich muss daher die von dem italienischen Forscher geschilderten Verbindungen der terminalen Körper unter sich läugnen oder als Artefacte erklären, ein Befund, der auch mit Dietl's Resultaten stimmt. Er sah ebenfalls beim Pferd keine Anastomosen.

Beim Schweine findet man die Körperchen namentlich unter der Wurzelscheideneinschnürung, oft von etwas kolbiger Gestalt. Diese je nach der Osmium- oder Goldbehandlung sehr differenten Bilder ein und desselben Gebildes zeigen wieder wie sehr es gerade bei ähnlichen Studien nothwendig ist, alle Methoden vereinigt anzuwenden um vor Trugschlüssen gesichert zu sein.

Die von Dietl, Sertoli, Merkel und mir beschriebenen in einer einschichtigen Lage an der Wurzelscheidenanschwellung sich findenden Körperchen sind trotz der Verschiedenheit ihres Aussehens nach Gold- oder Osmiumbehandlung und trotz verschiedener Deutungen, welche ihnen die genannten Autoren gaben, ein und derselben Natur und identisch mit den Terminalgebilden im Epithel der Schweinerüsselscheibe, eine Auffassung, die sich um so leichter beweisen lässt, als man sich das Haar durch einen sehr stark entwickelten und mit zahlreichen nervösen Terminalgebilden versehenen Epithelzapfen äussere Wurzelscheide durchgesteckt zu denken berechtigt ist. Ein Nervennetz im Sinne Wieliky's ist in der äusseren Wurzelscheide nicht vorhanden.

Ueber die Endigungsweise des Nervenringes bei der Ratte gelang es mir nicht mit wünschenswerther Sicherheit klar zu werden.

Während sich nun bei Goldbehandlung durch Schwärzung der

Terminalkörper sowie durch ihren Zusammenhang mit den Nervenfasern ihre nervöse Natur einerseits durch Zahl und Lage, aber auch ihre Identität mit den durch Osmiumsäurebehandlung nachgewiesenen Nervenenden beweisen lässt, gelingt es nie, sie gänzlich unverändert zu sehen. Auch ihre Beziehungen zur Glashaut werden bei der mit Goldbehandlung Hand in Hand gehenden Anwendung von Ameisensäure stets etwas getrübt, da dieselbe stets gequollen und verwaschen erscheint.

Ehe ich nun zu weiteren Erörterungen der Nervenenden schreite, dürfte es an der Zeit sein, andere merkwürdige sich dann und wann an Goldpräparaten zeigende Gebilde abzuhandeln. Sertoli erwähnt neben seinem anastomosirenden Terminalkörpercomplex noch eine zweite Form, meist tiefer in der äusseren Wurzelscheide gelegener kleiner sich ebenfalls in Goldchlorid schwärzender kolbenförmiger Körperchen. Dieselben besitzen zahlreiche Ausläufer von wechselnder Länge und er identificirt sie mit Recht mit den zuerst von Langerhans [1]) im Schleimnetz der menschlichen Haut nachgewiesenen Körperchen. Dieselben wurden auch von Dietl und Merkel in der äusseren Wurzelscheide der Spürhaare bestätigt und sind ausserdem noch durch eine Reihe von Forschern gesehen und theilweise auch als nervöse Terminalgebilde betrachtet worden. So bestätigten sie für die Haut des Menschen und der Hausthiere Podpocaew, Eberth, Paladino, Sertoli, Moisisovics, Eimer, Wieliky, für die Schleimhäute der Conjunctiva, des harten Gaumens und der Vagina Ciaccio, Elin, Chrschtschonowitsch und für das Flimmerepithel des Centralcanals im filum terminale des Kaninchens Klein.

Mehr und mehr jedoch kam ihre vermuthete nervöse Natur in Misscredit und zwar durch folgende Gründe:

1 sind sie ganz inconstant in ihrer Anzahl an demselben Organ bei derselben Thierart und

2 liess sich der Nachweis ihres Zusammenhangs mit Nervenfasern nie völlig zweifellos führen.

Meine über diese Dinge während vorliegender Untersuchung gemachten Erfahrungen sind nun sehr geeignet, die von Friedländer, Henle, Krause, Paladino, Sertoli, Moisisovics, Merkel und Arnstein verfochtene Behauptung, dass sie nicht nervöser Natur seien, zu stützen.

Ich habe sie nämlich an mehreren Hunderten sonst ganz gut

[1]) Virchow's Archiv Bd. 44, p. 325.

gelungener Schnitte durch die Rüsselscheibe des Schweines oder durch Haarbälge gar nicht zu Gesicht bekommen, während sie an anderen von einem andern Individuum entnommenen Schnitten in ganz enormer Anzahl vorhanden waren. An Osmiumpräparaten mehr oder weniger bräunlich gefärbt, in Gold völlig geschwärzt, lagen sie in den tiefsten Schichten des Schleimnetzes und streckten ihre charakteristischen hirschgeweihartig verästelten (siehe Fig. 6) Fortsätze zwischen die Epithelzellen hinein. Dasselbe Verhalten zeigten sie in der äusseren Wurzelscheide: namentlich am Halse der Haartasche waren sie zahlreich. Osmiumpräparate zeigten keine Spur eines Zusammenhanges mit Nervenfasern. Man könnte aber den Einwand machen, dass diese Verbindung durch blasse sich in Osmium nicht färbende Fasern hergestellt werden könnte. Goldpräparate machten mich auch wirklich anfänglich schwankend, indem es an ihnen den Anschein hatte, als ob einer oder der andere der Langerhans'schen Körper mit den Ausläufern der Nervenbüschel zusammenhinge (siehe Fig. 9). Aber es finden sich immer Stellen, namentlich bei nicht völlig gleichmässiger Goldwirkung, wo ihre mehr oder weniger pigmentirten Leiber nicht in der geringsten Beziehung zu den tadellos geschwärzten Nervenenden stehen. Während nun hierdurch ihre nervöse Natur geläugnet wird, ergibt sich aus ihrem keineswegs constanten Vorkommen bei Annahme ihrer nervösen Beschaffenheit der sehr unwahrscheinliche Schluss, dass die Natur dies oder jenes Individuum gleicher Art um so und so viel hundert oder tausend Nervenendigungen verkürzt hätte.

Gerade in der äusseren Wurzelscheide ist ihr Vorkommen nach dem, was ich sah, so selten gegenüber den regelmässig zu Tage tretenden Terminalkörpern, dass man sie schon deswegen aus der Reihe nervöser Terminalgebilde ausschliessen darf, zu denen sie durch ihren Entdecker und Eimer vermuthungsweise, von Elin, Chrschtschonowitsch, Wieliky und Ciaccio thatsächlich gerechnet wurden.

Körperchen von ähnlicher ganz wunderlicher Form fand ich bei Vergoldung in den Haarbälgen der Ratte. Sie sind vielleicht ähnlicher Natur, wie die Langerhans'schen. Welcher Natur aber sind diese?

Durch die schönen Versuche Merkel's und Arnstein's ist zweifellos erwiesen, dass man es mit Wanderzellen zu thun hat, die unter Umständen Pigmentkörnchen in wechselnder Menge in sich aufnehmen können. Während sie aber Merkel

als pigmentlose oder pigmentirte Bindegewebskörper betrachtet, wies Arnstein ihre Herkunft aus dem Blute durch Rasiren eines Kaninchenohres, in dem sie dann in grösster Menge sich vorfanden, während sie im nichtrasirten desselben Thieres fehlten, so schlagend nach, dass ich mich auf seine Seite zu treten genöthigt sehe.

Es wäre demnach an der Zeit, ihnen endgültig die Rolle zuzuweisen, welche sie wirklich spielen.

Ich kehre nach dieser Abschweifung zu der wirklichen Nervenendigung zurück und lege mir die Frage vor: Welcher morphologische Werth kommt diesen Terminalgebilden zu?

Dietl deutet sie als Endknöpfchen, Sertoli betrachtet sie als einen Complex peripherer multipolarer Ganglienzellen, welche durch zahlreiche Ausläufer anastomosiren und Merkel fasst sie als unipolare periphere Ganglienzellen auf, nennt sie »Tastzellen« und basirt auf sie und die von ihm in Vogelzungen beschriebenen Endigungen (Tastzellen, Tastzellenkolben) seine Lehre von der Endigung sensibler Nerven in Tastzellen, neben welchen noch freie Enden vorkämen.

Gute Osmiumbilder zeigen nun in der That auf den ersten Blick alle zum Begriff »Zelle« nothwendigen Charakteristica. Eine deutliche Membran begrenzt einen hellen Zellenleib, der als heller Hof einen grossen blassen rundlichen oder ovalen reich contourirten Kern birgt, in dem jedoch ein Kernkörperchen nachzuweisen weder mir noch Dietl, auf dessen Bilder diese Schilderung ebenfalls passt, gelingen wollte. Aus den oben angeführten Methoden mit Reagentien geht weiter hervor, dass dieser Kern im Zusammenhang mit der blass gewordenen Nervenfaser steht. Bei solcher Fassung der Dinge sieht man sich aber zu der weiteren Frage genöthigt: In welche Zellencategorie sind denn dann diese terminalen Zellen überhaupt zu rechnen?

Merkel und Sertoli betrachten sie, wie erwähnt, als periphere Ganglienzellen und in der That erkennt ihnen auch ihre Reaction in Gold nervöse Beschaffenheit theilweise zu. Ich sage theilweise, weil nur der, wie die häufigen Verzerrungsbilder beweisen, sehr vergängliche Kern sich in der charakteristischen Färbung zeigt. Nicht aber der Zellenleib. Auch die Osmiumsäure färbt, im Gegensatz zu Ganglienzellen, nicht den ganzen Körper bräunlich, sondern nur den Kern blassgrau. Ferner findet sich ein Unterschied von diesen letzteren durch das Fehlen des meines Wissens allen Ganglienzellen zukommenden Kernkörperchens. Ich will mich hier nicht weiter auf die Merkel'sche Lehre einlassen, sondern nur betonen, dass die in Rede

stehenden Terminalgebilde sich auch von den »Tastzellen« der Vogelzunge, über welche ich zahlreiche Präparate verfertigte, sehr wesentlich an Grösse und Aussehen unterscheiden. Man stösst also bei ihrer Auffassung als Ganglienzellen auf gewisse Schwierigkeiten. Eine andere Auffassung wäre die: Sowohl die Terminalkörper der Schweinerüsselscheibe als die der Haarbälge liegen an gleichwerthigen Orten, hier als dichter einschichtiger Mantel zwischen Glashaut und Wurzelscheidenzellen, dort zwischen Basalhäutchen der Cutis und den Zellen des Schleimnetzes, ebenfalls zu Lagern gruppirt. Hätte man es hier mit modificirten Epithelzellen, Neuroepithelien zu thun, wie wir sie als hypothetische Enden der Sinnesnerven — ein factischer Zusammenhang ist ja noch nirgends beim Säugethier erwiesen — beschrieben finden? Ihre Lage im Epithel wäre vielleicht einer solchen Auffassung nicht ungünstig. Doch kennen wir an allen Neuroepithelzellen eigenthümliche Anhangsgebilde wie Härchen, Stiftchen, Krystallkegel etc. und von ähnlichen Einrichtungen lässt sich hier nirgends eine Spur nachweisen.

Ich möchte daher die Sache auf die einfachste und ungezwungenste Weise so fassen: Die Nervenfaser verliert in nächster Nähe des Terminalkörpers ihr Mark und spitzt sich zu, ihre Schwann'sche Scheide bildet die scharf contourirte Hülle dieses Körperchens, sie selbst endet mit einer kugligen, sehr vergänglichen blassen Anschwellung in einer die Kapsel erfüllenden, sich in Osmium nicht färbenden (flüssigen?) Substanz. Diese Endknospen sind die Terminalapparate aller sensiblen, die schwellkörperhaltigen Haarbälge versorgenden Nerven.

Die Endknospen würden also eine z. B. der Terminalfaser in den Herbst'schen Körperchen der Vögel analoge Nervenendigung repräsentiren, die ja ebenfalls schon von Ciaccio, Jacubowitsch und Ihlder als Zellen aufgefasst wurde. Aus den oben angeführten Gründen konnte sich aber diese Auffassung ebenfalls nicht halten.

Um einen beiläufigen Begriff von der Anzahl dieser Endknospen zu geben sei erwähnt, dass ich auf einem vergoldeten Tangentialschnitt durch die Wurzelscheidenanschwellung der Ratte ca. 300 auf einer Seite gezählt habe, die doppelte Zahl entspräche also annähernd der Wirklichkeit. In einem Epithelzapfen des Schweines habe ich ohne wechselnde Einstellung an einem Osmiumpräparat deren 25 gezählt, eine Summe, die durch die Anordnung der Knospen an dem

Ende eines abgerundeten Kegels noch weit hinter ihrer wirklichen Zahl zurücksteht.

Recapitulirt man nun die ganze Anordnung des Nervenverlaufs in den Bälgen der schwellkörperhaltigen Haarbälge, so ergibt sich, dass dieselben von mehreren grossen, die äussere Balgscheide durchbohrenden Stämmen versorgt werden. Diese verästeln sich als ein kelchförmiges Geflecht aus einer superficiellen und tiefen Lage bestehend in der inneren Balglage. Die Fasern des ersteren enden nach Durchbohrung der Glashaut und Verlust ihres Markes in dem einschichtigen Endknospenmantel, der die Wurzelscheidenanschwellung überzieht, die letzteren in einzelnen zwischen den verzahnten Cylinderzellen zerstreuten Endknospen im tiefer gelegenen Wurzelscheidentheil. Zum Haartaschenhalse kommt bei manchen Thieren ein eigenes Stämmchen. Bei der Ratte und Maus aber findet sich diese Anordnung zu einem eigenen, den Haartaschenhals umspinnenden Geflecht entwickelt, das schliesslich in einem über der Wurzelscheidenanschwellung und unter den Talgdrüsen gelegenen Nervenring auf unbekannte Weise sein Ende erreicht.

Die Papille ist immer völlig nervenlos.

Ehe ich nun im Stande bin, diesen Befund mit den an den schwellkörperlosen Bälgen erhaltenen zu vergleichen, dürfte es am Platze sein die Frage zu erörtern, ob die durch Goldbehandlung erhaltenen Bilder uns die wirklichen Endigungen zur Anschauung bringen. Aus dem bereits Angeführten lässt sich — da über das Ende der circulären Terminalfasern ein sicherer Aufschluss nicht erreicht werden konnte — nur zur Hälfte beantworten. Sowohl an Haaren, die noch von der äusseren Wurzelscheide umhüllt waren, als an solchen (Fig. 5), wo dieselbe aus der Glashaut herausgefallen war, traten die geraden Terminalfasern in ganz der gleichen Weise auf, ohne dass sich eine weitere Beziehung zur äusseren Wurzelscheide nachweisen liesse, da ausser ihnen kein weiteres Element sich durch Gold schwärzen lässt. Osmiumsäurebehandlung zeigt an grösseren Haaren, z. B. den Cilien, noch den Eintritt dieser Fasern in die Glashautfältchen, ein weiteres Verhalten ist aber nicht zu eruiren. Findet man auch die schon erwähnten hellen Kerne oder Zellen, so

gelingt es doch nicht einen Zusammenhang derselben mit nervösen Elementen nachzuweisen. Wären sie mit den Endknospen identisch, so liesse sich kein Grund einsehen, warum sie nicht auch durch Gold geschwärzt würden. Man ist demnach gezwungen, die geraden Terminalfasern als wirkliche Endigung in Gestalt freier Nervenenden zu betrachten.

So ergibt sich nun die auffallende Thatsache, dass die Endigung der Nerven in den schwellkörperlosen und schwellkörperhaltigen Bälgen eine verschiedene ist und dieser Umstand muss dazu beitragen, den anatomischen Unterschied der beiden Haarsorten der schon eingangs skizzirt wurde, noch schärfer zu kennzeichnen. Ich halte mich nach diesen nur theilweise zu bestimmten Resultaten führenden Untersuchungen nicht für berechtigt die beiden Fühlorgane hinsichtlich der Qualität ihrer Leistungen zu vergleichen, hierzu wäre es absolut nothwendig auch über die Enden des Nervenrings bei beiden sich klar zu sein. Vor der Hand darf man nur einen quantitativen Unterschied des Fühlvermögens mit Sicherheit annehmen, gestützt auf die grössere oder geringere Entwicklung der Innervation, umsomehr als nur Experimente am lebenden Thier zu befriedigenden Resultaten führen können.

Nur auf die Anordnung der Nerven möchte ich ganz kurz ein physiologisches Streiflicht fallen lassen und benutze hierzu die Haare der Schnauze. Die Entwicklung der lockeren Verschlingung der Follikelnerven steht hinsichtlich der Balggrösse stets im geraden Verhältniss. Zu den grösseren Haaren treten aber auch entwickeltere Muskelbündel, die eine grössere Beweglichkeit der Bälge zur Folge haben werden, welche meist in einer Aufrichtung des Balges oder in einem Vorschieben gegen die Hautoberfläche besteht. Die Schlingen können nun hierbei mehr oder weniger verstreichen, ein Umstand, der Zerrung des Nerven verhütet. Complicirter gestalten sich diese Verhältnisse an den schwellkörperhaltigen Bälgen, diese können an der Schnauze alle zusammen aufgerichtet und wieder glatt angelegt und zugleich gegen die Hautoberfläche zu gezogen werden, ein Vorgang, den man bei jedem Hund beobachten kann. Hierbei muss nun der centrale Follikelpol ziemliche Ortsveränderungen eingehen. Durch die S förmigen Krümmungen der zutretenden Stämme wird auch hier eine sonst unvermeidliche Zerrung des Nerven vermieden. Dasselbe geschieht bei einer Drehung um die Längsachse des Haares, die, wie Dietl[1] gezeigt hat, durch die Anordnung einzelner Muskeln

[1]) a. a. O. Bd. I, p. 12.

sehr wahrscheinlich wird. Auch der mehr oder weniger lockere oder geschlängelte spiralige (Ratte) Verlauf des intrafollicularen Plexus schützt die Nerven vor Zerrung bei einer stärkeren Füllung des Follikels, wo der Zug der Spannbalken seitlich, der Zug des Papillenhalses vom centralen Ende aus verstärkt wird, und demnach der ganze im Blutsinus befindliche Follikulartheil mit dem Haar mehr oder weniger fixirt wird, umsomehr als auch die Durchbohrung der Glashaut, wie gezeigt wurde, entweder schief von oben nach unten, oder schief in der äquatorialen Zone um die Haarachse erfolgt. Der Umstand ferner, dass die Nervenfasern meist die gröberen Vorsprünge der Glashaut bei ihrem Durchtritt als Brücken benutzen, also die relativ am wenigsten beweglichen Stellen, kommt hier ebenfalls hinsichtlich der Fixirung ihres Durchtritts in Betracht. Die Art und Weise wie die Füllung des Schwellkörpers zu Stande kommt, wurde schon vielfach hypothetisch beleuchtet, abgeschlossen ist die Frage noch keineswegs, nur sei erwähnt, dass, da wie gezeigt die venösen Abzugscanäle am Dache des Ringsinus in den Haartaschenhals führen, hier ein Verschluss stattfinden muss, den vielleicht die circulären glatten Muskelfasern durch Contraction bewerkstelligen. Ob vielleicht der Nervenring mit diesen in Verbindung steht, wage ich nicht zu entscheiden. Es ist ganz belanglos wenn dann dabei auch die kleinen hier befindlichen von Arterien stammenden Speisungsäste unwegsam würden, da ja noch die Hauptblutzufuhr durch die grosse Balgarterie völlig ungehindert stattfinden kann. Bei einer pralleren Füllung des Blutsinus würden dann die unter der festen Glashaut gelegenen Endknospen jede Excursion des Haarschaftes gegen die eine oder andere Seite um so feiner zu percipiren im Stande sein. Das Haar selbst stellt nur einen biegsamen elastischen Hebel dar, der an der engsten Stelle des Haartaschenhalses, etwa in der Talgdrüsenregion, sein Hypermochlion für den längeren peripheren Arm hätte und mit seinem darunter gelegenen kürzeren Arme auf die mantelförmig um ihn angeordneten Nervenenden drücken kann. Die Lage dieser letzteren ist, wie Sertoli[1]) zuerst betonte, gerade an der Wurzelscheidenanschwellung, weil dort das Haar noch rigide ist, also jede Excursion seines peripheren Endes noch mit einer gewissen Schärfe auf die Nervenenden übertragen kann, während es weiter nach abwärts weicher und saftiger und zugleich durch die Nähe der Papille mehr fixirt wird, Verhältnisse, die der genannten Function

[1]) a. a. O.

hindernd entgegentreten würden. Die mantelförmige Anordnung der Endknospen und geraden Terminalfasern ermöglichen eine Perception bei jeder Excursion des Haares, mag sie nach welcher Richtung immer stattfinden. Aus der ganzen Schilderung ergibt sich ferner, wie werthlos hinsichtlich des Fühlvermögens die Papille durch Lage und physiologische Function (Schrumpfung beim ausfallenden Haare, Wachtsthum bei neu sich bildenden etc.) sein muss, ein Schluss, der durch ihre gänzliche Nervenlosigkeit, vielleicht einige vasomotorische Fasern ausgenommen, zur Genüge bestätigt wird.

Es geht aus diesen nur flüchtig skizzirten Angaben hervor, dass wenn auch einzelne Haare der Willkür hinsichtlich ihrer Verwendung zu feinerem Fühlen in grösserem oder geringerem Grade durch Muskelbewegung unterliegen, doch die Bezeichnung »Tasthaare« völlig unzulässig ist. Zum Begriff »Tasten« gehört nicht nur die Distanzempfindung zweier Punkte, sondern auch das Vermögen Härte oder Weichheit, Temperatur und Form eines Gegenstandes unterscheiden zu können, dadurch, dass die peripherischen sensiblen Endapparate an ihm vorbeigeführt oder auf ihn gedrückt werden. Das alles kann durch die Haare nicht erkannt werden. Sie bringen blos Druckschwankungen zu Stande, die dem Thiere sagen, ob ein Gegenstand in nächster Nähe von seiner Haut sich befindet, ob er fixirt oder beweglich ist, ohne dass sie über weitere Eigenschaften dieses Körpers Aufschluss geben können. Sie wirken also nur als Sonden, wie schon Gegenbaur betonte, die das Thier über räumliche Verhältnisse in nächster Nähe unterrichten, während der Blick dabei in die Ferne gerichtet ist. Es wäre daher Zeit die Bezeichnung Tasthaare gänzlich fallen zu lassen, jedes Haar als Fühlorgan zu betrachten und die schwellkörperhaltigen allenfalls als Spürhaare oder Schnauz-, Augenlid- oder Wangenborsten von den Haaren des übrigen Thierkörpers zu unterscheiden.

Ob auch in der Epidermis der anderen von mir untersuchten Thiere, wie Merkel[1], für die ganze Säugethierhaut annimmt, solche Endknospen vorkommen, lasse ich völlig unentschieden, da ich die Haarbälge, um sie möglichst gleichmässig durchtränken zu lassen, stets ziemlich isolirte.

[1] a. a. O. p. 650.

## Anhang.

Bei Gelegenheit dieser Untersuchungen fand ich in einem der Oberlippe des Pferdes entnommenen Präparate ca. 3 mm unter der Epidermis in der Nähe eines Spürhaares ein in der Cutis gelegenes Körperchen von specifischer Natur, das sich auf 12 durch das Präparat gelegten Schnitten 7 Mal im Längs- und Schiefschnitt präsentirte (Fig. 8). Dasselbe war von länglich rundlicher Gestalt, von der Grösse eines Tastkörperchens und bestand aus einer bindegewebigen Hülle, die nach dem Centrum zu Fortsätze hereinschickte. Die hierdurch im Inneren entstandenen Abtheilungen bargen einen helleren etwas granulirten Inhalt, der sich von der Hülle etwas zurückgezogen hatte, wodurch feine Spalten zwischen beiden entstanden waren. Eine deutlich zutretende Nervenfaser theilte sich und konnte im Inneren des Körperchens in deutlichen Schlängelungen wahrgenommen werden. Sowohl die zutretende Faser als auch die zarten geschlängelten Fasern hatten sich durch die Behandlung mit Osmiumsäure tief schwarz gefärbt, waren also markhaltig. Einen klaren Ueberblick über die Endigungsweise der Nerven in den hellen Körpern konnte ich natürlich aus dem einen vorliegenden Präparate nicht bekommen. Ebensowenig bin ich, da die vorstehende Arbeit meine ganze Zeit in Anspruch nahm, vor der Hand in der Lage Näheres über Zahl und Anordnung dieser den MEISSNER'schen Tastkörperchen hinsichtlich ihres Baues sehr nahe verwandten Terminalkörper geben zu können. Da die aus physiologischen Gründen längst wahrscheinliche Annahme, dass die Schnauze des Pferdes, dessen vorzüglichstes Tastorgan ausser den Spürhaaren noch weitere sensible Perceptionsorgane besitzen müsse, meines Wissens nur durch GERBER, der Nervenschlingen in derselben nachwies, gestützt wurde, so ist die gegebene Notiz vielleicht nicht ganz ohne Interesse.

---

## Methode der Untersuchung.

Zur allgemeinen Orientirung dienten Tinctionspräparate mit Carmin und Hämatoxylin. Weitaus die besten Dienste leistete hinsichtlich des Studiums der Nerven die Ueberosmiumsäure. Die frisch ausgeschnittenen und an einer Seite zur besseren Durchtränkung geschlitzten Follikel blieben darin 4—12 Stunden, kamen dann auf dieselbe Zeit in destillirtes Wasser und waren nach Härtung in Alkoh. abs. schnittfähig. Sehr hübsche und scharfe Präparate erhält man, wenn man einen mit Osmiumsäure behandelten Schnitt mit Hämatoxylin färbt. Das ganze Gewebe bleibt dann besser als nach blosser Alkoholhärtung

erhalten und die blauen Kerne der Zellen treten deutlichst hervor. Auch hat man dann in dem ganzen Bild den Nervenverlauf. Der Versuch durch Maceration in MÜLLER'scher Flüssigkeit oder Chromkalilösung den Zusammenhang des innerhalb der Glashaut gelegenen Endes mit der Nervenfaser nachzuweisen, misslang durch die Zartheit der beiden Gebilde jedesmal.

Zur Vergoldung benutzte ich die von LÖWIT angegebene Methode, welche trotz der durch die Complicirtheit des Haarbalges nicht gerade günstigen Verhältnisse doch ziemlich häufig gute Erfolge hatte. Es handelte sich darum eine möglichst gleichmässige Durchtränkung zu ermöglichen und zu diesem Zwecke schnitt ich den ganz frischen Follikel mitten durch, liess ohne viel hin und her zu drücken das Blut ausfliessen und legte sie dann 10—20 Minuten in ein Gemisch von 1 Th. Ameisensäure und 1 Th. destillirtes Wasser. Waren sie hierin vollständig durchsichtig geworden, so kamen sie auf 15—20 Minuten in eine $1^1/_2$% Goldchloridlösung, wurden dann in Wasser abgespült und in 1 Th. Ameisensäure auf 2 Th. destillirtes Wasser zur Reduction 3—4 Tage gelegt. Hierauf folgte die Härtung in Alkohol. Bei dieser Behandlung bekommt man namentlich die Enden in der Wurzelscheidenanschwellung gut zu Gesicht, deren Vergoldung sonst ziemliche Schwierigkeiten bietet. Um den ganzen Nervenverlauf zu Gesicht zu bekommen, behandelte ich 1—3 mm dicke und circa 5—10 mm lange Hautstückchen auf dieselbe Weise. Sind die Präparate gelungen, so sieht man die Nerven tintenschwarz das helle oder rosenrothe Gewebe durchsetzen. Dieses letztere eignet sich jedoch nicht mehr gut zum Studium feinerer Details der nicht nervösen Gewebselemente, da es meist glasig gequollen ist und die Zellen mehr oder weniger zerstört sind. Daher das etwas verschwommene Ansehen der nach solchen Präparaten gezeichneten Bilder, auf denen nur die nervösen Elemente mit grösster Schärfe wahrzunehmen sind.

Die Nervenendigungen im Schleimnetz des Schweinerüssels gelangten auch frisch zur Untersuchung und wurden mit Natronlösung auf ihren nervösen Charakter geprüpft oder in Glaskörperflüssigkeit oder Blutserum untersucht.

Zur Ermittlung der Blutbahnen dienten Injectionen mit kaltflüssigem Berlinerblau oder mit carmingefärbtem Gelatineleim. Um die Innervation der schwellkörperlosen Bälge nachzuweisen empfiehlt es sich die Haut der Ohrmuschel eines frisch getödteten Thiers nach vorheriger Scheerung der Haare und Abtragung des Randes vom Knorpel loszupräpariren, nach der angegebenen Methode zu vergolden und mit der Epidermisfläche, die man auch durch Schaben vor der Vergoldung abtragen kann, nach unten in Nelkenöl oder Damarlack in toto zu studiren. Dasselbe gilt für die übrigen angeführten Hautstellen von Maus und Ratte, die sich jedoch auch ganz gut an Querschnitten studiren lassen. Die Osmiumsäurecontrole wurde dann und wann in Combination mit der Hämatoxylinfärbung in der bereits gegebenen Weise veranstaltet. Weitaus am besten lässt sich die reiche Innervation der Bälge schon mit Osmium an den Cilien nachweisen, natürlich ohne dass die Terminalfasern zu Gesicht kommen. Die Verwendung albinotischer Thiere zur Untersuchung kann, um vergebliche Mühe und Zeit zu sparen, nicht genug empfohlen werden.

---

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XVII.

Fig. 1. Schwanzhaar der Ratte. Goldpräparat. SEIBERT. Oc. I. Obj. V. Der zutretende Nerv theilt sich oft nach plötzlicher Verdünnung *a*, die geraden Terminalfasern umgeben das Haar *b*, ihr Zusammenhang mit markhaltigen ist an einzelnen Stellen *c* deutlich zu sehen, *d* Andeutungen circulärer Terminalfasern.

Fig. 2. Kleines Schnauzhaar vom Hunde. Goldpräparat. SEIBERT. Oc. III. Obj. II. Die zutretenden Nerven bilden Schlingen *a*, aus denen die geraden Terminalfasern *b* hervorgehen; diese sind nach aussen von den circulären Terminalfasern *c* umsponnen.

Fig. 3. Cilie vom Pferd. Goldpräparat. SEIBERT. Oc. III. Obj. II. Die zutretenden Nerven bilden kranzartige Verschlingungen *a*, *b* gerade Terminalfasern, hier sehr dünn, *c* circuläre Terminalfasern.

Fig. 4. Grösseres Schauzhaar vom Hund. Goldpräparat. SEIBERT. Oc. I. Obj. VII. Die zutretenden Nerven bilden theilweise Schlingen, die sich oft plötzlich verdünnen *a*; bei *b* kann man den Ursprung der geraden Terminalfasern aus den markhaltigen Fasern in gabelartiger Weise wahrnehmen, *c* circuläre Terminalfasern, theils im Querschnitt nach aussen von den geraden sichtbar.

Fig. 5. Zwei Bälge aus der Haut des Vorderfusses der Maus, deren Haare herausgefallen sind, von der unteren Hautseite her betrachtet. SEIBERT. Oc. III. Obj. II. Goldpräparate. *t* Glashauttrichter, in welchem ein Theil der geraden Terminalfasern zu sehen sind. *c* circuläre Fasern.

Fig. 6. Epithelzapfen aus der Rüsselscheibe des Schweines im Längsschnitt. Osmiumpräparat. HARTNACK. Oc. III. Obj. VII. ausgezogener Tubus. *a* zutretende Nerven; *b* Endknospenlager; *c* LANGERHANS'scher Körper; *d* Stachelzellen.

Fig. 7. Epithelzapfen von derselben Stelle. Goldpräparat. HARTNACK. Oc. III. Obj. VII. Ausgezogener Tubus. *a* zutretende Nerven; *b* die verzerrten und geschwärzten Endknospen; *d* eine solche im Zusammenhang mit der Nervenfaser; *c* LANGERHANS'scher Körper; *d* Stachelzellen.

Fig. 8. Tastkörperchen aus der Lippe des Pferdes. Osmiumpräparat. SEIBERT. Oc. I. Obj. V. *a* bindegewebige Hülle; *b* zutretende, markhaltige Nervenfasern; *c* ebensolche geschlängelt im Innern verlaufend in helleren Partien, die durch Bindegewebssepta von einander getrennt

sind; *d* quergeschnittene markhaltige Nervenfaser; *e* Spalten zwischen bindegewebiger Hülle und fein granulirtem Inhalt.

## Tafel XVIII.

Fig. 9. Balg eines Spürhaares von der Rüsselscheibe des Schweins. Osmiumpräparat. SEIBERT. Oc. III. Obj. II. *a L* Aeussere Balglage; *i L* innere Balglage; *r* Andeutung eines Ringwulstes; *c* conischer Körper, *sp* spongiöser Körper auf der linken Seite mit Blut gefüllt; *Wa* Wurzelscheidenanschwellung; *T* Talgdrüse; *N* Follikelnerven; *P* intrafolliculärer Plexus; *A* Balgarterie.

Fig. 10. Ein ebensolches Haar. Goldpräparat. HARTNACK. Oc. III. Obj. IV. Ausgezogener Tubus. *P* Intrafolliculärer Plexus; *Wa* Wurzelscheidenanschwellung mit den vergoldeten Endknospen; *k* scheinbar kolbige Endungen der Terminalfasern. Die übrigen Bezeichnungen wie auf Fig. 9.

Fig. 11. Senkrechter Schnitt durch einen Epithelzapfen aus der Rüsselscheibe des Schweins. Osmiumpräparat. HARTNACK. Oc. II. Obj. IX. imm. Tubus ausgezogen. *a* Zutretende Nerven, welche theils ihr Mark verlieren; *b* Endknospenlager; *c* Stachelzellen.

Fig. 12. Ein ebensolcher Schnitt vergoldet. *a*, *b*, *c* wie in Fig. 11. Die Endknospen sind meist verzerrt. Bei *d* deutlicher Zusammenhang zwischen Nerv und Endknospen.

## Tafel XIX.

Fig. 13. Schwellkörperhaltiger Balg eines Spürhaares von der Ratte. Goldpräparat. SEIBERT. Oc. III. Obj. II. *P* Tiefe Lage des intrafolliculären Plexus; *Wa* Wurzelscheidenanschwellung mit den vergoldeten, theils gut erhaltenen Endknospen, deren einige im Zusammenhang mit Nerven stehen; *a* eigenthümliche gezackte, von Gold geschwärzte Körperchen im tiefliegenden Nervengeflecht; *N* Hautnervenast, der den Plexus des Haartaschenhalses, *H P* und den *N R* Nervenring bildet; *R S* Ringsinus; *Sp* spongiöser Körper; *r* Ringwulst; *M* Muskeln des Balges; *F* Fett. Die übrigen Bezeichnungen wie auf Fig. 9.

Fig. 14. Senkrechter Schnitt durch die Glashaut eines Spürhaarbalges vom Pferd in der Höhe der Wurzelscheidenanschwellung. Osmiumpräparat. SEIBERT. Oc. I. Obj. V. *i L* Innere Balglamelle aus Bindegewebe und eingestreuten Kernen bestehend. *N* Nerven des intrafolliculären Plexus, die bei *a* markhaltig, sich zuspitzen und in Gesellschaft die Glashaut durchbohren; *E* Endknospen an diesem Präparate nicht gut erhalten; *G* Glashaut deutlich in eine homogene *h* und eine spongiöse *sp* Lage zerfallend; *b* Querschnitt von Nerven, die die Glashaut in schiefer Richtung durchbohren.

Fig. 15. Ein ebensolcher Schnitt vom Schwein. Osmium. SEIBERT. Oc. III. Obj. V. *G*, *J*, *L*, *N*, *E* wie in voriger Figur. Bei *a* kann man je eine blass gewordene Faser in die Endknospe übergehen sehen; *c* Stachelzellen der äusseren Wurzelscheide.

Fig. 16. Querschnitt in der Höhe der Wurzelscheidenanschwellung durch einen Spürhaarbalg der Katze. Osmiumpräparat. SEIBERT. Oc. I. Obj. VII.

imm. *iL* Innere Balglage; *G* Glashautquerschnitt. Dieselbe ist hier schon bedeutend verdünnt und zeigt auf ihrer äusseren Contour punktförmige Erhabenheiten, auf ihrer innern kleine zahnartige Fortsätze; *AW* Stachelzellen der äusseren Wurzelscheide; *E* Endknospenmantel; *N* quergeschnittene Nerven, die an dieser Stelle die Glashaut durchbohren.

Fig. 17. Glashautschnitt vom Hund. *a* compacte, *b* poröse Lage derselben; *c* Cylinderzellen; *d* Endknospe vereinzelt; *e* quergeschnittene Nervenfaser.

Fig. 1

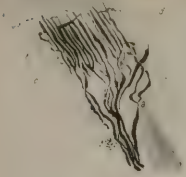


Fig. 3

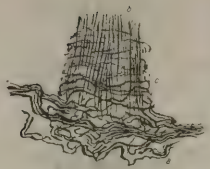


Fig. 2

Fig. 4.

Fig. 5

Fig. 6

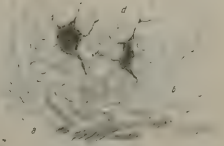


Fig. 8

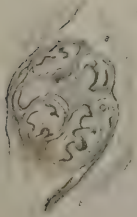
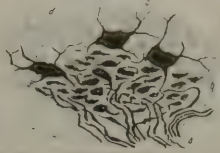
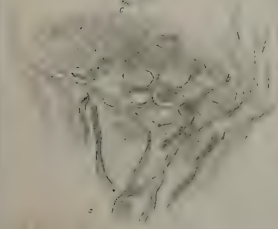


Fig. 7





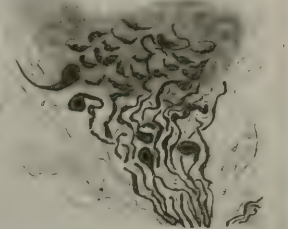


Fig 9

Fig 10

Fig 11

Fig 12

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipz.

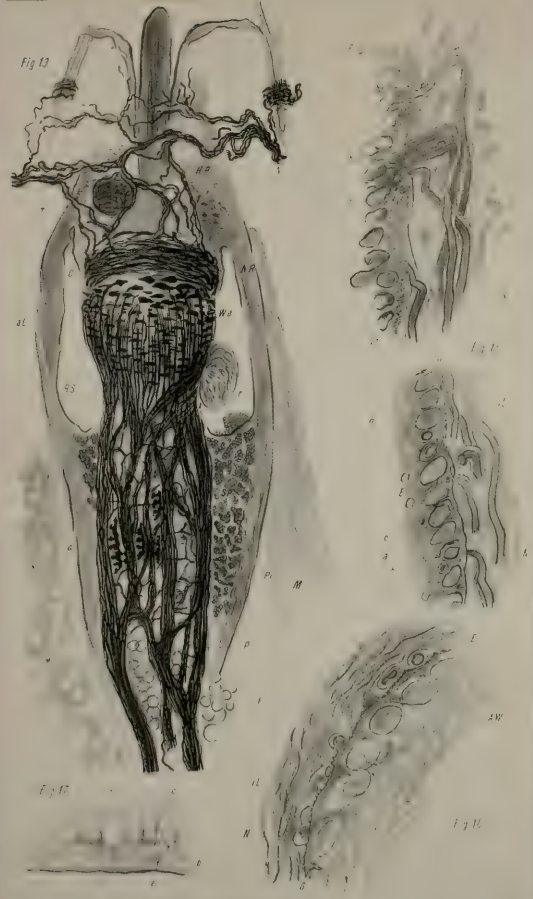


Fig 13
Hp
NR
Wa
aL
gS
Pi
M
P
F
AW
N
G

# Ueber Gloidium quadrifidum,

## eine neue Gattung aus der Protisten-Gruppe.

Von

**Dr. N. Sorokin,**

Professor der Botanik in Kasan.

---

Mit Tafel XX.

Unter mannigfaltigen Formen der Protisten, welche sich im vergangenen Winter in meinem Aquarium entwickelten, verdient besonderer Aufmerksamkeit ein Organismus, welcher seiner Entwicklung nach zu keiner von den bekannten Gattungen gerechnet werden kann. Wie sein Bau selbst, so sind auch einige Momente in seiner Entwicklungsgeschichte so originell, dass die Untersuchung desselben die ganze Gruppe der Protisten recht hell beleuchtet. Ich werde mich über das was ich beobachtete in kurzen Worten fassen.

Unter Oscillarien, Hormidien und anderen Algen, welche in grosser Menge das Aquarium füllten, fand ich kleine Stückchen von Protoplasma, mehr oder minder kugelartiger Form, welche ohne Hülle waren und deren Grösse ungefähr 0,03 mm betrug (Fig. 1, 2). Ihre Hautschicht (Ectosark) war hell und durchsichtig, der innere Theil (Endosark) bestand aus einem schaumigen Inhalt, in welchem röthliche und gelbliche Körnchen von verschiedener Form und Grösse vorkamen (s. die Figuren). An irgend einer Stelle, gewöhnlich in der Hautschicht selbst, bemerkte man eine ziemlich grosse runde pulsirende Vacuole (Fig. 1, 2 u. folg. *v*). Vom ersten Erscheinen derselben und bis zu ihrem Verschwinden vergehen gewöhnlich 3 bis 4 Minuten.

Das ganze Klümpchen von Protoplasma veränderte an den Rändern nur langsam seine Form und es kamen kurze stumpfe Aus-

stülpungen zum Vorschein, welche eine Tendenz zur Zweitheilung zeigten (Fig. 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9 *aaaa*).

Die Fortbewegung von Ort zu Ort geschah nur sehr langsam, wobei der Organismus auf dem Objectträger fortrollte, wie man es z. B. bei Protamoeba Schultzeana und Anderen bemerkt[1]. Die Ausstülpungen des Ectosark, wie ich es schon oben bemerkt, waren immer kurz und dick, und verwandelten sich nie in lange Pseudopodien.

Beim weiteren Entwicklungsgange fängt der erwähnte Organismus sich zu theilen an. Dabei bemerkt man folgende sonderbare Erscheinung. In den zwei entgegengesetzten Rändern des kugelförmigen Körpers im Ectosark erscheinen allmälig Einschnitte (Fig. 3). Diese Einschnitte haben noch nicht Zeit sich gehörig zu vertiefen, als schon wieder zwei Vertiefungen in den Polen des Diameters hervortreten, welcher den ersten in perpendicularer Richtung durchschneidet (Fig. 4). Die pulsirende Vacuole rückt in den Mittelpunkt. Das ganze Klümpchen des Protoplasma zerfällt auf solche Art in vier Theile. Die Vertiefungen, welche sie von einander trennen, nehmen immer mehr zu (Fig. 5), bis endlich alle vier Theile nur durch schmale farblose Streifen vereinigt bleiben (Fig. 6—8). Endlich verschwindet auch diese Vereinigung und die jungen Individuen fangen an selbständig zu existiren und entfernen sich nach verschiedenen Richtungen (Fig. 9). Ausserdem muss man noch bemerken, dass die pulsirende Vacuole im Centrum der sich zertheilenden Organismen nur sehr kurze Zeit verweilt und sehr früh bei jedem von den jungen Organismen wieder in der Hautschicht des Klümpchens erscheint (Fig. 6—9).

Ich wage es nicht zu entscheiden auf welche Art dieser Protist sich nährt, da ich aber noch nie im Endosark Algen oder etwas Aehnliches gesehen, so kann man, wie es mir scheint, fast bestimmt nur das behaupten, dass er die Nahrung nicht durch Umfassung der Gegenstände mit der ganzen Masse seines Körpers aufnimmt. Wahrscheinlich geschieht die Ernährung nur durch Einsaugen aufgelöster nahrhafter Stoffe.

Unter gewissen, bis jetzt noch nicht völlig erklärbaren Umständen, kann sich der Protist mit einer dicken Cyste überdecken. Dabei ist es sehr leicht und lehrreich den Entstehungsprocess der Hülle zu beob-

---

[1] Haeckel, Nachträge zur Monographie d. Moneren. Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissenschaft. 1871. VI. pag. 35.

achten. Der Organismus beruhigt sich, die äusserste Schicht des Ectosarks fängt an sich zu verhärten und verwandelt sich in eine kaum bemerkbare dünne und harte Hülle (Fig. 10 . Dann differenzirt sich die Hautschicht allmälig von neuem, d. h. theilt nach einander einige Schichten von eben solch' einer dünnen Hülle ab (Fig. 11 bis 13 etc.). Dieser Process wird übrigens nicht gleichzeitig auf der ganzen Oberfläche des Protoplasma beobachtet, sondern eine gewisse Stelle bleibt gewöhnlich in der Bildung der Hülle zurück (Fig. 13, 14). An solch' einer Stelle beobachtet man kein Differenziren der Hautschicht und sie wird nur von der ersten sehr dünnen Hülle überdeckt (Fig. 11—14). Nachher, je nach der Anhäufung der Schichten, bemerkt man an der erwähnten Stelle der Cyste, dass sich die Schichten allmälig verkürzen, je jünger die Schicht ist, desto kürzer ist sie.

Der incystirte Organismus stellt also eine Zelle (Cytode, Red.) mit einer dicken fast farblosen schichtartigen Hülle dar. An einer Stelle dieser Hülle befindet sich ein trichterförmiger Canal, auf der Oberfläche von einer dünnen Membran (der ältesten Schicht nach der Zeit der Entstehung) überdeckt. Das Protoplasma setzt sich in die Höhlung des Canals fort. Der Aehnlichkeit zufolge, welche der Bau des Canals mit der analogen Bildung der dicken Wände der Teleutosporen einiger Rostpilze (z. B. Puccinia etc.) darstellt, nenne ich ihn Keimporus. Aus demselben tritt wirklich der Inhalt hervor (Fig. 15—18), wobei das Protoplasma die die Oeffnung überdeckende Membran durchreisst.

Der aus der Hülle hervorgetretene Organismus ist gewöhnlich etwas kleiner als ursprünglich. Die pulsirende Vacuole fängt wieder an zu functioniren. Dann zerfällt der Organismus wieder in vier Theile: diese können sich mit einer Hülle überdecken, kurz, man beobachtet dieselben Erscheinungen, die wir schon erwähnt haben.

Ein Zusammenfliessen der sich bewegenden Individuen in ein Plasmodium kommt nie vor. Uebrigens beobachtete ich zuweilen, dass derselbe Organismus sich drei Mal mit einer Hülle überdeckte und erst dann sich vermehrte.

Der Ueberdeckungsprocess des mit der Cystenbildung in einen ruhigen Zustand gekommenen Protoplasma geschieht gewöhnlich in $1^1/_2$ oder 2 Stunden vom ersten Erscheinungsmoment der Hülle gerechnet. Im incapsulirten Zustande kann der Organismus zwei bis drei Tage verbleiben, wobei die pulsirende Vacuole keine Veränderungen eingeht.

Nimmt man alles oben Erwähnte in Betracht, so entsteht un-

willkürlich die Frage, welchen von den bekannten Protistengattungen der bezeichnete Organismus hinzugerechnet werden könnte.

Der Mangel an einem Kerne verbietet ihn den echten Amoeben beizurechnen, von den Moneren unterscheidet er sich aber durch die Fähigkeit sich zu incapsuliren (den Ruhezustand der Lepomoneren ausgenommen) und durch das Vorhandensein der pulsirenden Vacuole. Da aber alle diese Merkmale nicht streng genommen werden können, und zwischen den Amoeben und Moneren Uebergänge vorhanden sind, so wird das wichtigste Merkmal die Vermehrung d. h. die Viertheilung sein. Bei Vampyrella beobachtet man das Zertheilen in vier Schwärmsporen inmitten der Kapsel, während hier die Viertheilung beim nackten Organismus und auf einmal vorkommt. Dem zufolge bin ich genöthigt für diesen interessanten Protisten eine besondere Gattung aufzustellen, die ich Gloidium nenne. Die Art mag als Gloidium quadrifidum bezeichnet sein.

Kasan, den 8./20. Mai 1877.

## Erklärung der Abbildungen.

### Taf. XX.

Alle Figuren sind nach einer Vergrösserung von $^{500}/_{1}$ dargestellt.

Fig. 1, 2. Ein Exemplar des Gloidium quadrifidum. *a* Pseudopodien, *v* pulsirende Vacuole.
Fig. 3—5. Der Anfang einer Theilung (Vermehrung) des Gloidium in vier Stücke. Die pulsirende Vacuole *v* ist ins Centrum hinübergerückt. *a* wie in der ersten Abbildung.
Fig. 6—8. Der weitere Process der Vermehrung. Die pulsirenden Vacuolen sind bei den jungen Individuen zum Vorschein gekommen.
Fig. 9. Junge Gloidien, die sich von einander abgesondert haben.
Fig. 10-14. Die Bildung der Hülle (Cyste).
Fig. 15-18. Das Heraustreten des Organismus aus der Cyste.
Fig. 19. Das eben hervorgetretene Gloidium.
Fig. 20. Eine leere Cyste.
Fig. 21. Ein Stück von der Cyste.

# Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen, mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen.

Von

**Dr. A. Bernays**

aus St. Louis.

Mit Tafel XXI.

Unsere Kenntniss von der Entwicklung der Gelenke beginnt mit den ersten grundlegenden Arbeiten im embryologischen Gebiete, und zwar begegnen wir hier sogleich allgemeinen Fragen, welche in Betracht genommen werden.

Von diesen Untersuchungen sind die Angaben von Karl Ernst v. Baer[1]) hervorzuheben, welchen zufolge die Entwicklung der Gelenke der Extremitäten vom Hühnchen sich folgendermassen verhält: »Die Gelenke werden mit den Knorpeln zugleich und zwischen ihnen durch histologische Sonderung erzeugt. Am deutlichsten lässt sich dieser Vorgang an den Fingern und Zehen beobachten. Wenn das Endglied der Extremität eine dünne Platte ist, sieht man in ihm so viele dunkle Strahlen entstehen, als sich Finger oder Zehen bilden sollen. In den Strahlen ist anfänglich gar keine Gliederung. Diese tritt aber mit der Verknorpelung ein, so dass zwischen den fester gewordenen Massen der Knorpel, Tröpfchen Flüssigkeit sich sammeln. Die äussere Begrenzung dieser Flüssigkeit ist die Synovialhaut, und eine gemeinschaftliche dunkle Scheide, die über die Knorpel und die Wasserbläschen fortgeht, wird die Knochenhaut. Knorpel und Gelenke bilden sich also innerhalb einer gleichmässigen Grundlage durch histologische Sonderung. Denselben

[1]) Entwickelungsgeschichte der Thiere. II. Theil. Königsberg 1837. p. 96 und folgende.

Vorgang beobachtet man, wenn auch wegen der geringeren Durchsichtigkeit nicht so deutlich, in der Gelenkbildung der oberen Theile der Extremität«.

C. Bruch [1]) sagt, auf obige Stelle wahrscheinlich Bezug nehmend: »Dass die Knorpel der Extremitäten bis zu den einzelnen Phalangen der Finger als gesonderte Stücke auftreten, hat schon von Baer vom Hühnchen angegeben. Auch bei Säugethieren sieht man in den etwas comprimirten Extremitätsanlagen bei schwacher Vergrösserung oder schon mit freiem Auge von Anfang an die Gliederung des künftigen Apparates, jeden einzelnen Fuss- und Handwurzelknochen, die Patella u. s. w. . . . . Auch hier schreitet die Entwicklung nach oben und abwärts fort, so dass die langen Röhrenknochen zuerst entstehen und stets am weitesten vorgerückt bleiben«, ferner pag. 42: »Die Kapselbänder liegen straff an, gehen unmittelbar ins Perichondrium über und sind gewissermassen nichts anderes, als die Fortsetzung desselben über den Zwischenraum der Knorpelenden hinweg. Zu keiner Zeit überkleiden daher die Kapselbänder die Gelenkflächen, ja die Gelenkhöhlen entstehen sammt den Bandscheiben später als die Kapselbänder, durch Dehiscenz des zwischen den Knorpelenden übrig gebliebenen, nicht mehr zum Wachsthum des Knorpels verwendeten Bildungsgewebes«. . . . . »Die Gelenkflächen sind, sobald überhaupt eine Gelenkhöhle wahrnehmlich ist, stets nackt, d. h. von der Knorpelsubstanz gebildet, und von keinem Ueberzuge bekleidet, wie senkrechte Schnitte durch die Gelenkfläche jederzeit zeigen.« Ueber das Kniegelenk sagt derselbe Autor pag. 43: »Was die Bildung der Bandscheiben oder Menisci betrifft, so ist die Bandscheibe des Kniegelenkes bei $1^1/_4''$ Rindsembryonen in ihrer ersten Andeutung zu erkennen, obgleich von einer Gelenkhöhle noch keine Spur ist.«

In vielen Hand- und Lehrbüchern der Anatomie und der Histologie z. B. jenen von Henle, Hyrtl und Frey wird von der Entwicklung der Gelenkhöhle als von einer Gewebsverflüssigung zwischen den Knorpelenden zweier Skelettheile gesprochen. Neuestens ist durch W. Henke und C. Reyher [2]) die Entwicklung der Gelenke studirt worden. Bezüglich der Entwicklung des Kniegelenks bei

---

[1]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems, aus dem XII. Bande der Denkschriften der Schweizerischen naturforschenden Gesellschaft. pag. 14 u. ff. 1851 (Separat-Abdruck).

[2]) Band LXX der Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. III. Abth. Juli-Heft. Jahrgang 1874. Wien.

menschlichen Embryonen aus der fünften bis sechsten Woche treffen wir folgende Angaben, pag. 14: »Auch hier sind alle Skelettheile mit Ausnahme der Zehenphalangen gesondert. In Bezug auf das Hüftbein konnte constatirt werden, dass dasselbe mit einer Concavität den kugelig runden Kopf des Femur umgreift.« . . . . »Das untere Ende (des Femur) ist aufgetrieben und besitzt in nicht unähnlicher Form und guter Rundung beide Condylenknäufe. Zwischen ihnen die Incisura intercondyloidea.« . . . . »Der Condylus lateralis wird nicht ganz durch den gleichnamigen der Tibia berührt, sondern an ihn schliesst sich die nach oben verhältnissmässig lange Fibula. An der Tibia fällt die grosse Breite der Condylen auf. Sie sind breiter als massig. Ihre Breite hat fast dieselbe Dimension wie ihre Länge. Zwischen ihnen springt die Eminentia intercondyloidea hervor. Getrennt sind dieselben von den Femurcondylen durch eine breite Zone dichtgedrängter kleiner Zellen, unter Picrocarmin roth. Die Menisci sind noch nicht angelegt, die Patella wohl«. Dieselben Autoren äussern über Gelenkentwicklung im Allgemeinen folgende Vorstellungen: Erstens sollen sich die Skelettheile successive anlegen, so dass immer die Anlage eines neuen Gliedes hart an dem Ende des vorher fertigen entsteht. Für die Finger wird das mit Sicherheit behauptet. Hieraus könne nun unmittelbar ein Gelenk, eine Diarthrose, werden »wenn die Zwischensubstanz sich verdünnt und schwindet«. Einer solchen Verbindung, welche die Autoren einer Syndesmose vergleichen, fehle nun aber noch die Krümmung der Contactflächen sowohl als auch die Differenz der Grösse derselben »also die Gestalt sowohl als auch die ungleiche Ausdehnung von Kopf und Pfanne.« Die sich bildende Diarthrose kann mit einem Worte als eine Amphiarthrose bezeichnet werden, und die Autoren glauben, dass jedenfalls dieses Stadium der Amphiarthrose an jedem Gelenke in den Anfängen seiner Bildung vorkomme. Zugleich soll nun hier die Grenze sein, bis zu welcher noch kein Einfluss von activen Organen der Bewegung auf die Mechanik des sich entwickelnden Skeletes zu erkennen ist »während dann sobald seine Gliederung auch physiologisch den Charakter der Articulation annimmt, die Wirkung der Muskeln sogleich bestimmend eingreifen wird«. Nun werden mechanische Principien zugezogen zur Erklärung der weiteren Ausbildung der Formen der Gelenkenden durch Muskelwirkung und die Autoren beschliessen ihre Darstellung mit folgendem Satze: »Wir können also aus dieser Betrachtung das hypothetische Gesetz ableiten, dass bei der Bildung eines Gelen-

kes mit deutlicher Krümmung der Contactflächen aus dem vorhergegangenen Stadium der Syndesmose oder Amphiarthrose die Pfanne auf der Seite gebildet wird, auf welcher die Insertionen der überspringenden Muskeln weniger weit vom Gelenke entfernt sind.« Es folgt nun ferner eine hypothetische Erläuterung über die Ausbildung des Gelenkkopfes und der Pfanne. Das möchte nun Alles sehr plausibel scheinen, wenn nicht gezeigt werden könnte, dass jene Erklärung der Ontogenie der Gelenke keineswegs zutrifft, dass vielmehr die grössten Bedenken dagegen erhoben werden müssen.

## Eigene Untersuchungen.

Bei der Vorführung meiner Beobachtungen über die Entwicklung des Kniegelenkes beim Menschen empfiehlt es sich einzelne Schnitte zu beschreiben, und zwar so, dass ich der Reihe nach die zum Verständnisse des Thatbestandes und zu dessen Erklärung am besten geeigneten auswähle. Indem ich von den meisten beschriebenen Schnitten Abbildungen gebe, wird sich diese Darstellung zugleich auf eine Erklärung der Figuren beziehen. Aus den gewonnenen Flächenansichten werde ich dann am Schlusse eines jeden Stadiums eine kurze Zusammenfassung geben, wodurch aus den Flächenansichten ein körperliches Bild entstehen soll. Ausserdem wird bei jedem Stadium die histologische Entwicklung für sich behandelt.

### 1. Embryo von 2,0 cm Länge.

Der jüngste von mir untersuchte menschliche Embryo hatte eine Länge von 2,0 cm, stammt also beiläufig aus der fünften Woche. Die Extremität ist bekanntlich in der Form eines kurzen Stummels vorhanden, der eine geringe Knickung mit nach hinten gerichteter Convexität erkennen lässt. Das distale Ende dieses Stummels ist von beiden Seiten her etwas abgeplattet und im ganzen malvenblattartig gestaltet. Die Zehen entsprechen den undeutlichen Vorsprüngen des eingekerbten Randes. Die Stellung der Extremität ist, wie längst bekannt, total verschieden vom ausgebildeten Zustande. Bezüglich des Verhaltens des Femur bei jener Beschaffenheit der Extremität bemerke ich, dass dasselbe mit der Längsachse des Körpers einen spitzen Winkel bildet, so zwar, dass es nach hinten und unten etwas von einer Linie abweicht, welche der Querachse des Körpers entspricht, Tibia und Fibula stehen im rechten Winkel zum Femur gebeugt.

In Fig. 1 (Schnitt No. 8 der Schnittserie, welche durch die hin-

tere Extremität dieses Embryos beinahe parallel der Körperachse, also schräg-vertical durch die Extremität gelegt wurde) sieht man den ersten Anschnitt sämmtlicher drei Skelettheile, welche am primären Knie betheiligt sind. Der Condylus lat. femoris ist als runde Scheibe zu sehen, an ihn grenzt ein dreieckiges Knorpelstück, der Durchschnitt des Condylus lat. tibiae und ein etwas längeres, auf dem Schnitte beinahe ovales, welches dem Köpfchen der Fibula entspricht. Zwischen Femur und Tibia liegt eine ganz schmale Zone, während zwischen Femur und Fibula ein etwas weiterer Raum sich befindet. Auf diesem Schnitte ragt kein Theil der Tibia zwischen Femur und Fibula ein.

Auf Schnitt No. 13 (Fig. 2) sieht man wieder 3 Knorpelstücke, deren grösstes das Femur ist. Es hat eine vierseitige Gestalt mit abgerundeten Ecken. Rechtwinklig zu diesem steht ein etwas kleineres Stück, ebenfalls von länglicher Form und sich an das Femur anschliessend. Weiter distal in dem Schnitt zeigt sich ein etwas kleineres Knorpelchen, welches dem tibialen Rande der Fibula entspricht.

Schnitt No. 17 (Fig. 3) geht mitten durch das Knie und zeigt blos das distale Ende des Femur beinahe halbkreisförmig abgerundet und das proximale Ende der Tibia mehr abgeflacht, beide Knorpel liegen nahe aneinander. Der Zwischenraum zwischen ihnen ist grösser als an den vorigen Schnitten und entspricht der Fossa intercondyloidea. Ganz distal im Schnitte sieht man eine etwas dunkler gefärbte Stelle, die perichondrale Schicht der Fibula.

Schnitt 20 (Fig. 4) zeigt uns das untere Ende des Femur mit dem stark gerundeten Condylus medialis. Der Condylus med. tibiae ist als sehr kleines etwas eckiges Scheibchen mitgetroffen, weiter distal im Schnitte ist der Schaft der Tibia und ihr distales Ende durchschnitten.

Auf den weiter medial gelegenen Schnitten trifft man nur noch den Condylus med. des Femur und der Tibia; auf den folgenden Schnitten nur noch den Condylus med. femoris und schliesslich verschwindet auch dieser.

Die linke Extremität dieses selben Embryo zerlegte ich in eine Serie von 52 Schnitten. Die Schnittrichtung war senkrecht auf die Wirbelsäule, hat also die Extremität und das Knie annähernd in Sagittalschnitte zerlegt.

Auf den ersten Schnitten war die Fibula fast in ihrer ganzen

Länge getroffen und man erkennt wieder das oben genannte Verhältniss des proximalen Endes der Fibula zum Condylus lat. femoris. Auch hier ist zwischen Köpfchen der Fibula und Condylus nichts als eine schmale Zwischenzone nachzuweisen.

Schnitt 35 zeigt uns Femur und Tibia fast genau in ihrer Längsachse durchschnitten. Proximal im Schnitt sieht man den runden Schenkelkopf in der Pfanne, welche für ihn vom Hüftbeine gebildet wird. Das distale Ende des Femur ist kopfähnlich aufgetrieben und auch das proximale Ende der Tibia ist stark verbreitert.

Schnitt 42 zeigt uns nur noch den Cond. med. fem. und denselben Condylus der Tibia durch eine schmale Gewebszone getrennt.

Wenn wir uns nun ein körperliches Bild dieser Verhältnisse zu machen suchen, so sehen wir, dass an der Bildung des Knies sowohl Fibula wie Tibia betheiligt ist. Die Fibula reicht mit ihrem Köpfchen bis nahe zum Condylus lat. und Tibia und Fibula stehen in fast gleicher Höhe. Das distale Ende des Femur ist etwas breiter als der Schaft und zwar hat es wie auch später seine grösste Breite in der transversalen Richtung. Wenn oben bei der Beschreibung von Condylen die Rede war, so war damit nur der laterale oder mediale Rand des distalen Femurendes gemeint. Es sind nämlich noch keine eigentlichen Condylen vorhanden, da die Fossa intercondyloidea noch nicht so tief wie später ausgehöhlt ist. Das proximale Ende der Tibia ist stark verbreitert, entbehrt jedoch noch der scharfen Differenzirung in zwei Condylen, die proximale Fläche ist vielmehr eben und an den Rändern abgerundet. Das Köpfchen der Fibula ist von ganz unbestimmter Form, wie denn die Begrenzungen sämmtlicher Skelettheile zu dieser Zeit noch sehr undeutlich und wenig scharf erscheinen.

Da ich bei dieser Untersuchung mein Augenmerk auch auf andere genetische Verhältnisse gerichtet hatte, möchte ich hier noch eine Bemerkung über die Sonderung der distalen Skelettheile der Gliedmassen einschalten, da ich auch darin nicht mit den oben genannten neuesten Untersuchern übereinstimmen kann.

Henke und Reyher (l. c.) geben nämlich an, die Entwicklung und Anlage der Phalangen käme durch eine Art von Neubildung zu Stande, indem sich successive je ein neues Glied hart an dem Ende eines eben fertigen aufbaue. Ein solcher Vorgang kam bei meinen auch durch die Zehen geführten Schnitten nicht zur Anschauung. Es ist ganz richtig, dass zuerst nur eine Phalange knorpelig differenzirt ist (und das ist auch schon längst durch

v. Baer und andere bekannt, aber man darf nicht übersehen, dass in der wenngleich kurzen Strecke bis zum distalen Ende der Gliedmasse noch indifferentes Gewebe sich befindet. Aus diesem unmittelbar an die bereits knorpelig differenzirte Phalange sich anschliessenden, durch nichts scharf von ihr sich abgrenzenden Gewebe geht nun allmälig durch Sonderung die Anlage der knorpeligen nächsten Phalange hervor. Untersucht man mit Picrocarmin gefärbte Schnitte von Embryonen dieses Stadiums so sieht man den knorpeligen Skelettheil jeweils von einem rothen Saum umgeben und alles umgebende Gewebe viel weniger roth gefärbt: bei lange dauernder Einwirkung des Färbmittels sieht man keine Gewebstheile, welche sich gelb gefärbt hätten. Wenn Henke und Reyher angeben, dass sich die knorpeligen Phalangen hellgelb und das umgebende Gewebe, speciell aber eine Querscheibe zwischen zwei Phalangen sich stärker gelb gefärbt hätten, so kann ich darauf erwidern, dass es sich hier um eine unvollständige Einwirkung des Reagens handelte, welche darauf beruhte, dass die Schnitte wohl zu kurze Zeit damit behandelt wurden. Will man eine solche Querscheibe als besondere Differenzirung annehmen, so darf man nicht übersehen, dass dieselbe ganz unmerklich ohne scharfe Grenze in die knorpeligen Anlagen der beiden Phalangen übergeht. Da wo Henke und Reyher von einer Querscheibe sprechen, welche sich als abschliessende Scheibe auf das Ende der zuletzt verknorpelten Phalange anlegt, handelt es sich um indifferentes chondrogenes Gewebe, welches sich ohne scharfe Grenze bis an das distale Ende der Zehe erstreckt. Durch die Umwandlung des am meisten distal gelegenen Theiles dieses unter Picrocarmin sich ebenfalls roth färbenden Gewebes in Knorpel entsteht die Endphalange. Der mehr proximal gelegene Theil wird beim Menschen und bei den Säugethieren niemals knorpelig, weil bei diesen die Skelettheile, wenn sie knorpelig erscheinen, sich immer getrennt erweisen, und durch eine theils indifferente, zum Theil sich als chondrogenes Gewebe erweisende Schicht separirt sind. Henke und Reyher's Angaben zufolge würde man fast glauben müssen, dass hier eine complicirte Art von Sprossung vorkomme, welche mehrmals unterbrochen würde. K. E. v. Baer hat aber schon längst diesen Vorgang treffend bezeichnet, indem er sagt: »In den Strahlen ist anfänglich gar keine Gliederung. Diese tritt erst mit der Verknorpelung auf.« Das zwischen den Gliedern eine Zeit lang sich erhaltende indifferente Gewebe ist eben jenes, welches die besagten »Scheiben« vorstellt.

Femur, Tibia und Fibula sind, was gewebliche Differenzirung anlangt, vollkommen gleichweit fortgeschritten. Eigentlicher grosszelliger Hyalinknorpel findet sich nur in der Diaphyse der Skelettheile: peripher verlieren sich die grossen Knorpelzellen und werden allmälig durch kleine Elemente ersetzt, die dann ihrerseits wieder, ganz ohne bestimmte Grenze in die jungen Formationen der sehr mächtigen perichondralen Schicht übergehen. Diese perichondrale Schicht war auf den untersuchten Präparaten als stärker roth gefärbte Begrenzungsschicht der knorpeligen Skelettheile allenthalben zu beobachten, und nur dieser Unterschied in der Färbung gab uns das Recht, von Grenzen der Skelettheile zu sprechen. Bei starker Vergrösserung, welche die Färbung nicht so ins Auge springen lässt, ist die Grenze wieder verwischt. Wir müssen aber diese Grenzschicht, welche überall die knorpeligen Skeletanlagen ganz gleich umzieht, histologisch analysiren. Zuerst erkennen wir, dass sie aus mehreren Zellenreihen besteht, und dass diese Zellen unregelmässig zu 5—7 hinter einander liegen. Die am weitesten peripher gelegenen Zellen sind die kleinsten, sie sind rundlich bis länglich rund mit einem kleinen Kern und trübem körnigen Protoplasma. Weiter gegen den Knorpel zu folgen etwas grössere und deutlicher abgegrenzte Zellen mit spärlicher Intercellularsubstanz und grösserem Kern. Auf der gegen den Knorpel hingewendeten Seite bieten sie eine besondere Differenzirung ihres Protoplasma dar, indem dasselbe glänzender und durchsichtiger oder heller wird. Die nächsten Zellen endlich, welche direct an den entschiedenen Knorpel stossen, bieten eine geringe Vergrösserung des Kernes und ihr Protoplasma ist dem wirklicher Knorpelzellen ähnlicher, bis wir dann auch solche Zellen finden, deren Protoplasma in einer kleinen Entfernung vom Kerne zu hyaliner Substanz umgewandelt ist. Indem nun auf diese Weise immer die central gelegenen Zellen sich zu Knorpelzellen umwandeln und sich direct an den fertigen Knorpel anschliessen, rücken so von der Peripherie immer junge Zellen nach, die denselben Differenzirungsgang durchmachen wie die vorigen. Wir müssen somit in der sich unter Carmin stark roth färbenden perichondralen Schicht eine Wucherungszone erkennen, auf deren Kosten der Knorpel wächst. Ich will nun diese Zone in dem Folgenden als chondrogene Schicht bezeichnen, und gleich noch hinzufügen, dass diese chondrogene Schicht bis ins spätere Embryonalleben sich forterhält und immer die charakteristische Reaction gegen Carmin zeigt. Zu dieser Untersuchung bedurfte es

ausserordentlich feiner Schnitte, ohne welche bei Säugerembryonen diese Verhältnisse unmöglich zu erkennen sind. Viel leichter und nur mit ganz geringen Unterschieden lässt sich dieses appositionelle Knorpelwachsthum bei Amphibien wegen der enormen Grösse der zelligen Elemente nachweisen. Bei Salamanderlarven von 20 bis 25 mm Körperlänge habe ich öfters Zellen der chondrogenen Schicht gesehen, welche in ganz prachtvoller Weise den Uebergang in Knorpel erkennen liessen, während die Untersuchung bei Rinds- und menschlichen Embryonen viel schwieriger zu führen ist.

An den Stellen, wo zwei Skelettheile an einander stossen, existirt eine vollkommene Gewebscontinuität. Ist der Zwischenraum sehr schmal, so wird er gewöhnlich blos von einer etwas breiten rothen Zone dargestellt, welche den breiten chondrogenen Schichten zweier Skelettheile entspricht, ist er breiter, so sieht man zwei rothe Linien und zwischen ihnen einen indifferenten Gewebsstreifen, der aus kleinen runden Elementen besteht. Was ferner die Anlage der Muskeln, Nerven etc. betrifft, so sind diese Organe ebensowenig vollständig differenzirt wie die Skeletanlagen. Quergestreifte Muskelfasern vermochte ich nicht allgemein zu finden, nur an wenigen Stellen erschienen die ersten stark lichtbrechenden Pünktchen und Streifchen auf ganz kurze Strecken reihenweise angeordnet.

## 2. Embryo von 3,0 cm Länge.

Der zweitjüngste von mir untersuchte menschliche Embryo war von 3,0 cm Steissscheitellänge. Die Extremitäten desselben sind bedeutend länger geworden, das Femur allein ist 4 mm lang, Unterschenkel und Fuss, welche in einer Achse stehen, haben zusammen eine Länge von 5,5 mm; Tibia und Femur bilden mit einander einen rechten Winkel. Das Mittelstück der Tibia und der Fibula zeigt aber eine fast halbkreisförmige Krümmung, so dass die Fussspitze beinahe an das obere Ende des Femur stösst. Eine solche Krümmung der Tibia scheint nicht constant zu sein. Es kommen derartige ganz unregelmässige Krümmungen an fast sämmtlichen längeren Skelettheilen bei sehr jungen Embryonen häufig zur Beobachtung. Siehe auch Henke und Reyher pag. 15 l. c. In wie fern solche Zustände vielleicht theilweise innerhalb des Breitegrades normaler Entwickelung liegen, muss auch ich unentschieden lassen[1].

[1] Möglich ist, dass sich darin Anpassungszustände des Embryo, resp. der Stellung seiner Gliedmassen an die Enge der Amnionhöhle ausdrücken.

Eine vertical durch das Knie gelegte Schnittserie zeigt uns Folgendes: Auf Schnitt 7 (Fig. 5) ist der Condylus med. der Tibia und des Femur getroffen; beide Knorpelstücke stehen sich auf einer grösseren Strecke gegenüber.

Schnitt 12 (Fig. 6) liegt näher der Medianebene der Gliedmasse und hier ist der Cond. med. des Femur etwa an der Stelle seiner grössten Krümmung getroffen. Der Cond. med. tibiae zeigt dem entgegen eine kaum bemerkbare Vertiefung. Ferner sieht man auf dem Schnitt eine etwas stärker roth gefärbte Stelle, die den noch nicht gesonderten Ligamenta cruciata entspricht. Der Schnitt hat also die laterale Begrenzung des Cond. med. getroffen.

Schnitt 21 (Fig. 7), welcher etwa 0,2 mm (jeder Schnitt hat circa 0,025 mm Dicke) näher der Medianebene liegt, gibt uns fast genau ein Bild der wirklichen Medianebene des Knies. Das Femur ist in seiner ganzen Länge getroffen (in der Darstellung sind nur die uns speciell interessirenden Theile wiedergegeben) und zwar endet es distal ohne Verbreiterung mit einer gegen die Tibia gerichteten Abrundung. Von der vorderen Fläche des distalen Femurendes durch eine stark roth gefärbte schmale Zone (chondrogene Schicht) getrennt, liegt die noch sehr kleine Anlage der Patella, über welche die noch ganz undeutlich angelegte Endsehne des M. quadriceps oberflächlich hinwegzieht, ohne, wie dies später der Fall ist, eine nähere Verbindung mit ihr einzugehen. Die Tibia zeigt auf diesem Schnitte eine etwas zugespitzte rundliche Kuppe, von welcher aus eine etwas streifig aussehende, stärker roth gefärbte Gewebsmasse bis zum Femur verläuft, die zur Anlage der Kreuzbänder gehört.

Schnitt 30 (Fig. 8) trifft den Cond. lat. und den lateralen Theil des Femurschaftes, die Tibia und das Köpfchen der Fibula. Der Cond. lat. femoris mit dem anhängenden Theil des Schaftes zeigt genau die Form einer enghalsigen Retorte mit etwas abgeflachtem Boden. An diesen Theil grenzt der Cond. lat. tibiae, blos durch eine ganz indifferente schmale Gewebszone, aus welcher später der Meniscus lat. hervorgeht, davon getrennt. Zwischen dem Köpfchen der Fibula und dem Condylus lat. der Tibia liegt eben eine solche schmale Gewebsschicht. Beachtenswerth ist noch das Verhalten der Tibia, die hier in den Raum zwischen Femur und Capitulum fibulae sich einzuschieben und letzteres somit aus seinem früheren Verhältnisse (vergl. Fig. 1) zu verdrängen beginnt.

Auf Schnitt 35 sieht man nur noch die äusserste am weitesten lateral gelegene Portion des Condylus lat. femoris, von welcher aus

stärker roth gefärbte Züge zum Köpfchen der Fibula herüberziehen, das als unregelmässig dreiseitiges Knorpelstück mitgetroffen ist. Die Distanz zwischen diesen beiden ist zwar nicht bedeutender als auf dem vorher beschriebenen Schnitte, allein es sind doch hier die ursprünglichen Beziehungen zwischen Fibula und Femur insofern zu erkennen, als kein Theil der Tibia zwischen beiden sich gelagert zeigt. Da man aber vom Femur aus einen intensiver sich färbenden Gewebsstreifen zur Fibula herablaufen sieht und dieser Streifen nur als Lig. accessorium lat. gedeutet werden kann, so haben wir es offenbar mit Theilen zu thun, welche ausserhalb des Gelenkes liegen.

Die histologische Differenzirung ist in diesem Stadium weiter fortgeschritten, und wir treffen wenigstens an den knorpeligen Skelettheilen schärfere Contouren, welche durch die nun an den Epiphysen als schärfere Linie auftretende chondrogene Schicht erzeugt wird. Man kann nämlich jetzt schon eine genaue Grenze zwischen der Epiphyse und der Diaphyse ziehen, welche letztere im Vergleiche mit der ersteren noch sehr kurz ist[1]. Diese Epiphyse entspricht jedoch nicht ganz der späteren definitiven Epiphyse. Die Grenze der ersteren wird durch den Rand der ersten perichondralen Knochenlamelle bestimmt und sie wäre als primäre zu bezeichnen. Die Grenze der secundären Epiphyse wird durch die endochondrale Verknöcherungslinie bestimmt. Am Uebergange der primären Diaphyse in die Epiphyse wird erstere schlanker und zwar ganz plötzlich, nämlich an einer Stelle, wo die chondrogene Schicht in die osteogene oder Osteoblastenschicht übergeht, welche sich nun an der Diaphyse gebildet hat. In den Knorpelzellen der Diaphyse zeigt sich eine beachtenswerthe Veränderung: Die einzelnen grossen Knorpelzellen sind nämlich von breiten rothen Linien umgeben, welche der Intercellularsubstanz entsprechen. Der Zellinhalt selbst zeigt starke Trübungen, bedingt durch massenhafte Molecüle. Das Ganze erscheint wie ein Degenerationsprocess des Zellkörpers, welcher bekanntlich später bei der Resorption des Knorpels eine grosse Rolle spielt. Dieser Process fällt zeitlich mit dem ersten Auftreten der Osteoblasten zusammen. Betrachtet man bei starker Vergrösserung die Diaphyse des Femur z. B., so erkennt man bei genauer Beobachtung ganz deutlich, dass in Folge der Thätigkeit der ersten Osteoblasten sich eine einzige erste Grundlamelle von Knochengewebe gebildet

[1] Am Femur z. B. ist sie genau ebenso lang wie eine der Epiphysen.

hat, welche in verschieden grossen Intervallen ein Knochenkörperchen enthält. Ferner fällt uns auf, dass diese Lamelle fast ebensoweit dem Skelettheile anliegt als im Innern die Knorpelzellen Trübungen zeigen, jedoch ist die letztere immer etwas weiter gegen die Epiphysen zu vorgeschritten, als die osteogene Belegschicht. Das Knorpelgewebe der Epiphysen ist von dem eben beschriebenen getrübten Diaphysenknorpel sehr verschieden. Sämmtliche Zellformationen erscheinen im Wachsthum begriffen, theils durch endogene Zelltheilung, theils durch die oben (pag. 410) beschriebene peripherische Anbildung, welche von der chondrogenen Schicht ausgeht. Da wo zwei Skelettheile gegen einander gerichtet sind findet sich bei nicht allzuschmalem Zwischenraume, wie z. B. zwischen den beiden Condylen des Femur und der Tibia, immer noch eine indifferente Gewebsmasse; an den oben genannten Orten dagegen ist der Zwischenraum ganz von den chondrogenen Schichten eingenommen.

Das Muskelgewebe hat in der Entwicklung bedeutende Fortschritte gemacht, indem jetzt deutliche primitive Muskelfibrillen erkennbar sind. Muskelfasern erscheinen jedoch noch nirgends zu scharf begrenzten Bündeln oder Muskelbäuchen angeordnet. Zwischen den Fasern sieht man noch überall, wie bekannt, viele indifferente länglich runde Gebilde mit undeutlicher Grenze, welche noch keine Querstreifung erkennen lassen. Von Perimysium oder Fascien kann noch keine Rede sein. Die Begrenzung der Muskeln ist vielmehr unbestimmt und wird von indifferentem, vorwiegend aus rundlichen und spindelförmigen Zellen bestehendem Gewebe, welches überall zwischen die Muskelfasern sich fortsetzt, dargestellt. Fibrilläres Bindegewebe besteht überhaupt in dem ganzen Embryo noch nicht, Die Consistenz des jungen, indifferenten Gewebes ist ähnlich der uns vom Nabelstrange her bekannten Whartonschen Sulze. Die Sehne des Quadriceps besteht aus dicht gedrängt liegenden Bindegewebszellen mit länglichen Kernen und spärlichem Protoplasma. Nach diesem histologischen Befunde zu urtheilen, wären vielleicht schon fibrilläre Zuckungen möglich, aber eine geordnete Muskelaction ist geradezu undenkbar.

Das Resultat der Untersuchungen an beiden Embryonen kann folgendermassen zusammengefasst werden: Wir fanden bis jetzt noch keine Spur einer Gelenkhöhle. Das Knieende des Femur und der Tibia ist bei Embryo 2 bezüglich der Flächen schon ähnlich wie beim Neugeborenen geformt. Wir sehen den Schaft des Femurs sich allmälig verbreitern, bis er beiderseits in die Condylen über-

geht, welche jetzt wie auch später durch die tiefe Fossa intercondyloidea von einander getrennt sind und fast genau in gleicher Höhe stehen. Die Gelenkflächen der Tibia zeigen uns die vom Neugeborenen bekannte Gestalt; durch das Wachsthum des Cond. lat. tibiae ist bei Embryo 2 die Fibula fast vollständig von ihrem früheren Verhältniss zum Femur ausgeschlossen. Die Patella ist als herzförmiges Knorpelchen an der inneren Fläche der Sehne des Quadriceps angelegt, so zwar, dass sämmtliche Fasern derselben aussen über den Knorpel der Patella hinweglaufen. Die Patella ist demnach von ihrem späteren Verhalten noch weit entfernt. Sie ist gleichfalls von einer chondrogenen Schicht umgeben, wächst also durch Apposition. Sämmtliche Skelettheile sind deutlich begrenzt, so dass die Krümmungslinien sich sehr sicher messen lassen. Es bedarf dazu nur sehr dünner Schnitte und der Anwendung passender Härtungs- und Tinctionsflüssigkeiten[1].

Obwohl die Gestalt der Gelenkflächen schon sehr different geworden ist, ja sogar schon eine grosse Aehnlichkeit mit den bekannten Formen der Gelenkflächen des Neugeborenen aufweist, muss dieser Zustand in Bezug auf Gelenkbildung noch als Indifferenzstadium bezeichnet werden, da von einer Gelenkhöhle noch keine Spur vorhanden ist. Es können auch noch keine Bewegungen aus-

---

[1] Die Untersuchungsmethode war eine sehr einfache; die früher in Alkohol conservirt gewesenen Embryonen wurden zum Zwecke der besseren Härtung und um ihnen möglichst die normale Gestalt wiederzugeben zunächst 3 bis 4 Stunden in Wasser gelegt, hierauf je nach ihrer Grösse 12—24 Stunden in 1procentige Chromsäurelösung und dann behufs endgültiger Härtung in absoluten Alkohol bis zur vollkommenen Reduction der Chromsäure. Das Färben geschah meist in toto in ammoniakalischer Carminlösung. Es wurden jedoch auch sehr viele Schnitte mittelst der nicht genug zu empfehlenden Strelzoff'schen Doppelfärbung behandelt. Die verschiedenen Knorpelarten verhalten sich hierbei sehr different und die Untersuchung wird selbstverständlich sehr erleichtert. Um die Entkalkung verknöcherter Skelettheile mit Sicherheit zu bewerkstelligen, empfehle ich ganz besonders eine Methode, die allerdings ein wenig mehr zeitraubend ist, aber um so befriedigendere Resultate ergibt. Sie besteht nämlich darin, dass man die kleinen Extremitäten auf wenige Stunden in starke wässerige 6—10 procentige Salzsäurelösung legt und dann erst die Härtung in Chromsäure vornimmt. Ich habe gefunden, dass die sonst gebräuchliche Methode der Ausziehung in alkoholiger Salzsäurelösung, ebenso wie diejenige in einem Gemisch von Chrom- und Salzsäure ganz unsichere Resultate liefert, die bei solch kostbarem Materiale wie menschliche Embryonen doch möglichst zu vermeiden sind. Die Einbettung geschah immer in der Rosenberg-Bunge'schen Talg-Eiweissmasse. Sämmtliche Zeichnungen wurden mittelst der Oberhäuser'schen Camera angefertigt.

geführt werden, da die erste Bedingung zu einer solchen fehlt, nämlich ein functionsfähiges actives Bewegungsorgan. Und existirte auch ein solches, so könnte, da ja correspondirende Skelettheile noch mittels einer Zone wenig differenter Zellen der chondrogenen Schicht unter einander zusammenhängen, eine Verschiebung der beiden Endflächen an einander nicht stattfinden. Die aus weichem Gewebe bestehende mit dem Knorpel continuirliche Zwischensubstanz würde wie ein Kautschuckpolster wirken, und alle Bewegungen, welche die Skelettheile etwa machen könnten, würden Compressionen dieser weichen Substanz veranlassen. So können nie Abschleifungen zwischen zwei so jungen knorpeligen Skelettheilen vorkommen, wie man sich das vorgestellt hat. In der Thatsache, dass die in ihrer typischen Form bereits differenzirten Gelenkflächen durch eine Gewebsschicht untereinander zusammenhängen, liegt uns der Beweis vor, dass ein Einfluss der Muskeln auf die Lageveränderung und damit auf die Ausbildung der Formen der Gelenkflächen des Femur und der Tibia nicht stattfindet; dieselben haben eine ganz bestimmte Gestaltung gewonnen, welche derjenigen des ausgebildeten Zustandes sehr ähnlich ist, noch bevor das Muskelsystem wirksam wird. Selbst Henke und Reyher (l. c.) geben von dem Hüftbeine an, sie hätten constatiren können »dass dasselbe mit einer Concavität den kugelig runden Kopf des Femur umgreift«. Diese ihre Angabe, welche ich bestätigen kann, bezieht sich auf einen 5—6 wöchentlichen Embryo, bei welchem nach dem eigenen Zugeständniss jener Autoren noch keine Muskelbewegungen stattfinden konnten. (Das Auftreten der activen Bewegungen wird von den Autoren in ein viel späteres Stadium verlegt; siehe unten.)

Dieselben Autoren geben eine längere (pag. 40 u. folg.) hypothetische Erläuterung über die Art und Weise, wie es in Folge von Muskelwirkung zu Stande komme, dass sich der eine der beiden Skelettheile immer zur Pfanne, der andere immer zum Kopfe entwickle, wobei sie aber ihre oben citirten Angaben über die Anlage des Hüftgelenkes ganz unbeachtet lassen; sie beschliessen dieselbe mit folgenden Worten: »Wir können also aus dieser Betrachtung das hypothetische Gesetz ableiten, dass bei der Bildung eines Gelenkes mit deutlicher Krümmung der Contactflächen aus dem vorhergegangenen Stadium der Syndesmose oder Amphiarthrose die Pfanne auf der Seite gebildet wird, auf welcher die Insertionen der überspringenden Muskeln weniger weit vom Gelenke entfernt sind[1].

[1] Die Aufstellung eines »hypothetischen Gesetzes« möchte ich schon aus

Für die Gelenke, welche wir näher untersucht haben, an den Fingern und am Ellbogen ist die Uebereinstimmung mit diesem Gesetze ohne weiteres einleuchtend«. Weiter unten heisst es: »Wo es nicht ganz zutrifft kann dies möglicherweise seinen Grund in einer anfänglich noch anderen Anlage der Muskeln haben«[1]). Abgesehen von der Unmöglichkeit einer irgend ergiebigen Lageveränderung zwischen den continuirlich verbundenen Gelenkenden der Skelettheile müsste doch die Muskelaction bei diesen Embryonen constatirt sein, bevor man derselben eine Wirkung auf die Gestaltung der Gelenkflächen zuschreiben kann. Ich habe mich auch in Bezug auf die Fingergelenke und das Ellenbogengelenk mit Sicherheit überzeugen können, dass hier sowohl wie am Knie- und Hüftgelenke, lange bevor noch Muskelwirkungen auftreten können, schon bestimmte Krümmungen der Gelenkflächen angelegt sind und ich stelle obigem hypothetischen Gesetze folgenden nicht auf Hypothesen sich aufbauenden sondern auf sicheren Beobachtungen beruhenden Satz entgegen:

Die specifische Krümmung der Gelenkenden der später ein Gelenk zusammensetzenden Knorpel legt sich ontogenetisch vor der Bildung einer Gelenkhöhle an, zu einer Zeit, wo in Bezug auf Bewegung der Skelettheile, functionsfähige Muskeln noch nicht ausgebildet sind, also unabhängig von jeder Muskelwirkung.

### 3. Embryo von 4,5 cm Länge.

Der untersuchte Embryo von 4,5 cm Steissscheitellänge repräsentirt das Stadium, in welchem zuerst der Zustand der Indifferenz deutlich überschritten wird[2]). Der Unterschenkel findet sich nicht

dem darin liegenden inneren Widerspruche beanstanden, denn ein Gesetz kann nicht hypothetisch und eine Hypothese kann kein Gesetz sein.

[1] Man sieht dass dieses »hypothetische Gesetz« bei keinem Gelenke den ontogenetischen Befunden entspricht, da ja gerade das charakteristische, ich möchte sagen typische der Formen der Gelenkenden schon vor dem Eintreten der Muskelbewegungen different geworden ist. Auch abgesehen davon würde es mit den Verhältnissen beim Fuss oder Handgelenke, wo die Anheftung der Sehnen in ganz abweichender Weise erfolgt, doch nie im Einklange stehen können. Jedenfalls müsste doch ein solches Verhalten der Muskeln an einem der jener Auffassung geradezu widersprechenden Gelenke nachgewiesen sein.

[2] Dieser Embryo, den ich der Güte des Herrn Dr. Rüge verdanke, kam ganz frisch in die Härtungsflüssigkeiten und zeigte demzufolge auch sämmtliche Gewebe in ausgezeichneter Erhaltung.

mehr so stark gebeugt wie bisher, dagegen der Fuss durch seine fast rechtwinklige Stellung deutlich gegen den Unterschenkel abgesetzt.

Schnitt 7 zeigt uns das Köpfchen der Fibula als einzigen deutlich und zuerst getroffenen Skelettheil, von ihm ausgehend einen stark roth gefärbten streifigen Strang, das Lig. accessorium lat. Derselbe setzt sich aufwärts fort und man sieht, wie er theils in das Periost des Condylus lat. femoris ausstrahlt, theils weiter aufwärts in dem Perioste sich verliert. Ferner sieht man ganz undeutlich einige Knorpelelemente, die dem Perioste des Cond. lat. tibiae anhaften, welcher vom Cond. lat. femoris durch eine etwas streifige, roth gefärbte Gewebsmasse getrennt ist, die der Verbindungsstelle des Meniscus lat. mit der Kapsel entspricht. In ähnlicher Weise ist die Ansatzstelle des M. biceps femoris am hinteren Rand des Fibula-Köpfchens bemerklich.

Schnitt 11 (Fig. 9) geht 0,1 mm näher der Medianebene durch das Knie und hier finden wir erstens den rundlichen Cond. lat. femoris als grösstes Knorpelstück getroffen, ferner Cond. lat. tibiae als kleineres mehr dreieckiges Knorpelchen und drittens das obere Ende der Fibula. Der Cond. der Tibia ist an der Stelle, wo ihm das Köpfchen der Fibula genähert erscheint, etwas eingebuchtet, das hintere obere Ende der Fibula hingegen an der Ansatzstelle der Bicepssehne spitz ausgezogen. Von den Hülfsapparaten des Gelenkes sieht man als grösstes und auf den ersten Blick deutliches Gebilde die Anlage des Meniscus lat.; dieselbe ist auf dem Präparate etwas stärker roth gefärbt als die Knorpel und durch biconcave scharfe Contouren ausgezeichnet. Der Meniscus steht sowohl vorn wie hinten mit der ganz deutlichen streifigen linienförmigen Anlage der Kapsel in Zusammenhang. Zwischen dem Cond. lat. femoris und dem oberen Rande des Meniscus beginnt im vorderen Dritttheile der unteren Peripherie des Cond. eine feine helle Linie, welche nach hinten zu etwas breiter wird, um etwas aufwärts gebogen oberhalb des hinteren Endes des Meniscus an der hinteren Fläche des Cond. femoris zu enden. Eine eben solche nur feinere, und nur etwa halb so lange Linie sehen wir zwischen dem oberen Rande des Cond. lat. tibiae und dem Meniscus verlaufen. Diese beiden hellen Linien sind Spalten und stellen Durchschnitte der ersten Spuren der Gelenkhöhle vor.

Auf Schnitt 19 Fig. 10 sind sämmtliche am Knie betheiligten Skeletstücke mitgetroffen. Zu oberst als grösstes, unregelmässig

rundliches Knorpelstück, welches proximalwärts (auf dem Schnitte also rückwärts) einen kurzen dicken Fortsatz abschickt, sehen wir wieder den Cond. lat. femoris. An ihn grenzend und von ihm nur durch eine lichte breite Spalte getrennt, liegt ein etwas rhombisch verschobenes, länglich rundes viel kleineres Knorpelscheibchen, die Patella. Ihr proximales Ende ist zugespitzt, während ihr distales verbreitert erscheint. Vorn über sie hinweg verläuft als etwas stärker gefärbtes sehr breites Band der Durchschnitt der Sehne des Quadriceps. Das Band setzt sich fort bis zum vorderen Rande des dreieckigen Knorpelstückes, welches der Tibia entspricht. Die Fibula ist als ziemlich langer, mit nach oben zugespitztem Kopfe endender Knorpelstab getroffen. Die untere Fläche des Cond. lat. tibiae zeigt die bereits am vorigen Schnitte erwähnte Einbuchtung noch deutlicher, da ein grösserer Theil der Tibia getroffen ist. An diese Einbuchtung legt sich die Fibula, durch einen schwächer gefärbten, aber continuirlichen Gewebsstreifen davon getrennt. Von einer Gelenkhöhle zwischen Fibula und Tibia ist noch nichts bemerkbar. Der Meniscus lat. ist auf dem Schnitte zweimal getroffen, erstens zwischen hinterer Peripherie der Condylen des Femur und Tibia als kleines scharf contourirtes keilförmiges Stückchen mit abgerundeter Basis, zwischen den beiden Knorpeln an ihrer vorderen Peripherie als ähnlich gestaltetes keilförmiges Stückchen, von dem aber proximal und nach vorn ein kurzer rother Fortsatz ausgeht, welcher, wie wir auf Schnitt 11 sahen, in das Kapselband übergeht. Ferner sehen wir entlang der hinteren Seite des Cond. fem. ein schmales rothes Streifchen sich herabziehen, welches der Anlage der hinteren Kapselwand entspricht. Zwischen Kapsel und Femur existirt jedoch noch continuirliches Gewebe, d. h. es ist hier noch keine Gelenkhöhle vorhanden. Von der Gelenkhöhle sieht man hier nur den langen schmalen Spalt zwischen vorderer Fläche des Femur und der Patella, und einen ganz kleinen Spaltraum zwischen der oberen Fläche des hinteren Durchschnitts des Meniscus und dem Cond. des Femur. An die obere Fläche der Tibia ist der Meniscus mit seinen beiden Enden durch Bindegewebe angeheftet.

Nehmen wir nun einen Schnitt No. 26, Fig. 11, der gerade durch die Medianebene des Gelenkes geht. Dieser zeigt in den Formen der Skelettheile eine auffallende Uebereinstimmung mit den entsprechenden Theilen beim Neugebornen, eine Uebereinstimmung, die ohne weitere Beschreibung sofort durch einen Vergleich der bezüglichen Figuren mit der bekannten Gestalt des Gelenks des Neugebornen er-

kannt wird. Vor mir liegt ein Schnitt durch das Knie eines Neugebornen und neben mir ist obengenannter Schnitt unter dem Mikroskope eingestellt und es ist mir, abgesehen von der Grösse, unmöglich, einen wesentlichen Formunterschied herauszufinden. Die Krümmungsfläche des vorderen unteren Gelenkendes des Femur ist beim Neugebornen genau so, wie sie auf Fig. 11 gezeichnet ist. Sehr genau lassen sich die Formverhältnisse der sich gegenüberstehenden drei Skelettheile an dem Zwischenraum bemessen, welcher von ihnen und dem Lig. patellae begrenzt wird. Derselbe ist von trapezoider Gestalt. Die kürzeste proximal und nach vorn stehende Seite des Trapezes ist von der breiten distalen Fläche der Patella gebildet. Ihr gegenüber liegt die Basis, d. h. die längste Seite des Trapezes, welche von der oberen Fläche der Tibia und des Lig. cruciatum ant. hergestellt wird. Von den beiden Seitenlinien endlich ist die hintere von der distalen Fläche des Femur, selbstverständlich der Pars intercondyloidea, dargestellt, die vordere dagegen von dem gerade distalwärts verlaufenden Lig. patellae gebildet. Genau so verhält es sich auch beim Neugebornen. Der Schnitt zeigt uns ferner noch das Lig. cruciat. ant. als scharf gezeichneten rothen Streifen, welcher von der hinteren Peripherie des Femurdurchschnittes schräg nach vorn läuft, um sich an und vor der Eminentia intercondyloidea tibiae zu inseriren. Distal und etwas hinter diesem Bande sieht man den Querschnitt der hinteren Extremität des Meniscus lateralis. Er hat eine keilförmige Gestalt, wobei die Spitze des Keils theils an der proximalen Fläche der Tibia unmittelbar hinter dem Lig. cruciatum ant., theils durch einige Fasern am Ligamente selbst angeheftet ist. Das stumpfe Ende des Keils sieht gerade nach hinten und ist hier mit dem Lig. capsulare verwachsen. Letzteres Band besteht aus einem dünnen Streifen rother Fasern, die gerade von der hinteren Fläche der Tibia über die Fossa intercondyloidea hinweg zur hinteren Fläche des Femur verlaufen. Von einer Gelenkhöhle ist auf dem Schnitte nichts nachzuweisen, als eine ganz feine Spalte, welche an ihren beiden Enden in Gestalt zweier kleiner Buchten erweitert ist. Die Bedeutung dieser Erscheinung findet weiter unten ihre Würdigung und es muss nur noch hervorgehoben werden, dass sonst unter den verschiedenen Gebilden, welche sich jetzt am Kniegelenk differenzirt haben und auf diesem Schnitte getroffen sind, der vollkommenste gewebliche Zusammenhang besteht.

Wir kommen nun an Schnitt 31 Fig. 12, welcher 0.125 mm weiter medialwärts liegt und sich von dem vorigen wesentlich da-

durch unterscheidet, dass er das Lig. cruciatum posticum in seiner ganzen Länge getroffen hat, während vom Lig. cruciatum ant. nur noch ein kleiner Theil seiner Insertionsstelle an der Tibia zu sehen ist. Die Formen der Skelettheile sind etwas andere geworden, so sehen wir das Femur jetzt auf dem Durchschnitt mit der vom ausgebildeten Zustande her bekannten charakteristischen Form. Der Durchschnitt der Tibia hat sich weniger verändert, dagegen ist die Patella nun in ein etwas anderes Verhältniss zum Femur gelangt: zwischen beiden ist nämlich hier keine Gelenkhöhle vorhanden, beide sind durch indifferentes Gewebe in continuirlichem Zusammenhang. Ausserdem findet sich hier an der Stelle des Lig. patellae der vordere seitliche Theil des Kapselbandes, welcher sich auf der Figur als dünner rother Streif vom vorderen unteren Ende der Patella zur vorderen Fläche der Tibia verlaufend markirt. Die Anlage des hinteren Theiles des Kapselbandes ist durch einen scharfen rothen Streifen gegeben, der von dem Perichondrium des Femur kommend gegen die hintere Fläche der Tibia sich erstreckt. Man sieht nun noch weiter vorn, der proximalen Fläche der Tibia aufliegend, eine kleine röthlich gefärbte Stelle, welche der Anheftung des medialen Meniscus entspricht. Zwischen den Kreuzbändern und der hinteren Kapselwand sieht man ein kleines scharf begrenztes, intensiver roth gefärbtes rundliches Gebilde, von dem bisher noch nicht die Rede war. Es ist das Lig. menisci lateralis, welches von Weitbrecht[1]) zuerst beschrieben und als cornu postici adhaesio prima bezeichnet wurde. Barkow benannte den Complex dieser beim Erwachsenen öfter in getrennte Bänder aufgelösten Fasern als Ligamenta accessoria cart. seminularis ext. ad lig. cruciatum posticum. Dieses Lig. menisci lateralis verläuft von dem Meniscus lat. aus, oder richtiger gesagt als directe Fortsetzung desselben quer durch den hinteren Theil des Knies, um sich gemeinsam mit dem Lig. cruciat. post. an den Cond. med. femoris anzusetzen, wie dies deutlich in Fig. 14 zu sehen ist. Dieser letztere Schnitt, welchen ich abbilde um das Verständniss der sonst etwas complicirten Verhältnisse für den Leser zu erleichtern, entstammt der zweiten unteren Extremität desselben menschlichen Embryo, welcher vorhin der Beschreibung diente. Die Schnittebene ist frontal, liegt also rechtwinklig zu der von uns eben betrachteten. Bei

---

[1] Josias Weitbrecht, Syndesmologia corporis humani. Petropoli 1742. Tab. XX et XXI.

gebeugtem Knie geht der Schnitt in der Längsrichtung des Unterschenkels und fast quer durch die Condylen des Femur. Hellrosa, von einer dunkeler rothen Linie deutlich umgrenzt, sieht man zuvorderst den grossen nierenähnlichen Durchschnitt der Condylen des Femur. Etwas davon entfernt nach unten zu liegt ein schwach *S*förmig gekrümmtes Knorpelchen, das dem hinteren vorspringenden Rande der Tibia entspricht. Noch weiter distal dem lateralen Ende der eben genannten Knorpelfläche und dem Cond. lat. femoris gegenüberstehend, sehen wir den birnförmigen Längsschnitt des Köpfchens der Fibula. Ich will gleich bemerken, dass auf dem Schnitte nirgends auch nur eine Andeutung einer Gelenkhöhle vorhanden ist, sondern dass hier zwischen allen Skelettheilen sowohl, als zwischen letzteren und den Menisken und Bändern ein ganz continuirliches Zwischengewebe existirt. Wenn nun bisher von Bändern, Menisken etc. die Rede war, so hat man sich dieselben nicht als frei wie etwa später in der Gelenkhöhle verlaufend zu denken, sondern sie hängen mit dem sie ganz umgebenden Gewebe fest zusammen, so dass falls an ihnen eine Ortsveränderung stattfindet, diese nur als eine gleichzeitige und sehr beschränkte Bewegung aller Gewebselemente, nicht aber als eine ausgiebigere Verschiebung discreter Theile gegen einander vor sich gehen kann; letztere Annahme würde nothwendig eine Gewebstrennung (Zerreissung) involviren. Auf dem Schnitte sieht man ferner die beiden Meniscen. Der Meniscus lat. liegt dem Cond. lat. eng an und ist nur durch eine ganz schmale, hellrothe Linie von ihm getrennt, von der Tibia wird er durch eine um weniges breitere Gewebszone geschieden. Sein laterales Ende ist etwas verbreitert und geht direct in das Lig. accessorium lat. (lat. externum) mit einem Schenkel nach oben und mit einem nach unten über. Medialwärts setzt sich der Meniscus als breiter rother Streif schräg durch die Fossa intercondyloidea bis zur lateralen Fläche des Cond. med. femoris fort. Dieser Streif ist das oben bei Fig. 12 erwähnte Lig. menisci lat. (oder Lig. access. cart. semilun. ext. ad lig. cruciat. post. Barkow). Dasselbe setzt sich, wie auf der Figur ersichtlich, nicht blos an das Lig. cruciatum sondern auch an den Condylus an. Der Meniscus med. liegt ebenso wie der lateralis zwischen Femur und Tibia: sein inneres Ende hängt mit dem Lig. cruciatum post. da zusammen, wo beide an die Tibia befestigt sind: sein äusseres Ende geht unter starker Verjüngung in das Kapselband über. Das Lig. cruciat. post. ist der dicke rothe Faserzug, welcher von dem mittleren Theile der Oberfläche der Tibia schräg gegen den

Cond. med. femoris durch die Fossa intercondyloidea verläuft. Seine Fasern erreichen stark convergirend ihren Ansatzpunkt. Man sieht an der vorderen oberen Begrenzungslinie der Fossa intercondyloidea noch einen breiten rothen Gewebstheil, welcher dem Ursprunge des Lig. cruciatum ant. entspricht.

Schnitt 40 Fig. 13 trifft die Condyli mediales des Femur und der Tibia. Mit dem Condylus des Femur hängt noch ein langes Stück Schaft zusammen: dagegen ist der Condylus tibiae soweit medial getroffen, dass er nach unten in einer stumpfen Spitze zu enden scheint. Die beiden Knorpelstücke liegen einander in ziemlicher Ausdehnung direct gegenüber und werden blos durch eine schmale Zone perichondralen Gewebes getrennt. Die Ränder, mit welchen sich beide so gegenüber stehen, werden durch beinahe gerade Linien vorgestellt, die aber an ihren beiden Enden gleich in entgegengesetzter Richtung abbiegen, um vorn und hinten einen Querschnitt des Meniscus med. zwischen sich zu fassen. Die Menisci haben hier auch die bekannte keilförmige Gestalt und hängen mit ihren Basen mit der Kapsel zusammen. Auf der Schnittfläche des Cond. femoris sieht man eine längliche, dunkelrothe, körnig aussehende Stelle, welche dem Ansatzpunkte des Lig. menisci lateralis mit ihrem hintersten und des Lig. cruciat. post. mit ihrem vorderen unteren Theile entspricht. An der am weitesten nach hinten liegenden Portion des Cond. med. femoris, an der Stelle, wo sich das Caput mediale des Gastrocnemius an die Kapsel ansetzt, sieht man zwischen Kapselband und Knorpel einen schmalen, kurzen, sichelförmigen Spalt, der aber nicht ganz scharf begrenzt, sondern vielmehr an verschiedenen Stellen von feinen Gewebszügen durchsetzt wird. Abwärts ist die Lücke am schärfsten, aufwärts geht sie durch Dichterwerden der genannten Gewebszüge in minder scharf von einander geschiedene Gewebslücken über. Dass hier in Folge von minimalen Zuckungen des Gastrocnemius, vielleicht auch durch mechanische Wirkungen des Messers beim Schneiden, eine praematurе Trennung der allerdings später zur Gelenkhöhle bestimmten Partie stattgefunden haben mag, darf als möglich nicht ausgeschlossen werden.

Auf Schnitt 48. ist nur noch der äusserste Theil der Condylen getroffen und zwischen denselben liegt dunkeler gefärbt, wie eine biconcave Linse gestaltet, der Meniscus med., dessen beide Enden proximal und distal mit der Kapselanlage zusammenhängen. Fer-

ner sieht man auf dem Schnitte als breiten wenig scharf begrenzten Strang das Lig. intermusculare mediale.

Histologisch bietet die Untersuchung dieses Embryos viel Interessantes dar. Zuerst fällt wieder ein bedeutender Fortschritt in der Differenzirung der Skelettheile auf. Die Begrenzung sämmtlicher, immer noch ganz knorpeliger Gelenkenden ist eine schärfere geworden, indem sich die chondrogene Schicht jetzt überall, wo sie vorhanden ist, als schmaler intensiv gefärbter Saum um die Skelettheile herumzieht. Dieser rothe Saum ist schon oft und auch von Henke und Reyher gesehen, aber meines Wissens nicht in jener Weise gedeutet worden. Wir sehen auch in diesem Stadium noch das zweifellose Knorpelgewebe der Skeletanlage in ganz allmäligem Uebergang in perichondrale d. h. ausserhalb der Skelettheile liegende Gewebsformationen. Die Formelemente des Knorpels finden sich gegen den genannten Saum zu unter allmäliger Abnahme der Intercellularsubstanz dichter geordnet, sie nehmen eine Spindelform an und gehen ohne jede scharfe Grenze in Spindelzellen über, die eine die Gelenkenden continuirlich umziehende Lage vorstellen (Fig. 15). An diese Formelemente schliessen sich ähnliche aber minder gefärbte an, welche den Zusammenhang des Gewebes der Skeletanlagen mit den dieselben umgebenden Theilen vermitteln. Wie in früheren Stadien, so ist auch von diesem ersichtlich, dass der Skelettheil oder vielmehr dessen Gelenkende von der beschriebenen indifferenten Gewebsschicht her seine Volumszunahme gewinnt. Es soll dabei die vegetative Thätigkeit der ihn bereits constituirenden Formelemente keineswegs als beim Wachsthume unbetheiligt gelten: aber jenem appositionellen Vorgange kommt nichts destoweniger eine bedeutende Rolle zu. Diese Verhältnisse werden, wie alle Wachsthumserscheinungen, von den beiden erwähnten Autoren wenig oder gar nicht beachtet, denn sonst hätten sie eine mechanische Einwirkung auf die Oberflächen der Gelenkenden nicht schon in eine Zeit verlegt, in welcher bei einer solchen Annahme zunächst die für das Wachsthum des Gelenkendes wichtige Gewebsschicht nothwendiger Weise einer Zerstörung erliegen müsste. Ich bin der Meinung, dass jeder unbefangene Beobachter die Bedeutung der histiologischen Differenzirung des Gelenkes, mit specieller Rücksichtnahme auf jene Schicht, ebensowenig verkennen als er darin eines der grössten Hindernisse sehen wird, den von Henke und Reyher vertretenen Ansichten beizutreten.

In der Mitte der Diaphyse der langen Röhrenknochen ist die

Knorpelsubstanz durch das Weiterschreiten des bei Embryo 2 schon begonnenen Degenerationsprocesses vollständig an einer beschränkten Stelle zum Schwunde gekommen, somit die Continuität des Knorpels unterbrochen. Gegen beide Epiphysen zu schreitet die Auflösung weiter fort, aber in den Gelenkenden selbst besteht normaler, sehr zellenreicher Knorpel. In ihm finden sich bis jetzt an keiner Stelle sogenannte Knorpelcanäle. Die Osteoblastschicht ist weiter gegen die Gelenkenden der Skelettheile vorgerückt, und in der Mitte der Diaphyse da, wo die Knorpeldegeneration am stärksten war, ist es schon zur Anbildung einer mächtigeren Lage echten Knochengewebes gekommen.

Eine weitere Frage, die sich uns bei der Lösung der gestellten Aufgabe entgegendrängt, ist die nach der Bildung der Gelenkhöhle. Die Mehrzahl der hierüber existirenden Angaben stimmt mit meinen Beobachtungen nur zum geringen Theile überein, sie unterscheidet sich sogar fundamental von ihnen. Bisher besteht unter den Anatomen noch fast allgemein die Ansicht, dass bei dem Processe der Höhlenbildung in Gelenken eine Gewebsverflüssigung die Hauptrolle spiele[1].

---

[1] Ich citire z. B. Henle Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. I Abthl. 1 pag. 7: »Man kann ebenfalls aus der Naht durch eine in entgegengesetzter Richtung fortschreitende Metamorphose die bewegliche Gelenkverbindung hervorgegangen denken, wenn nämlich das Gewebe der ersteren sich vom Centrum aus bis auf die peripherische Schicht erweicht und endlich verflüssigt«. Ferner Bd. I Abth. 2 pag. 3 heisst es: »Synarthrose und Diarthrose sind, so verschieden sie sich in ihren Extremen darstellen, dennoch keine wahren Gegensätze. Ich habe ihr Verhältniss zu einander an einer früheren Stelle (obiges Citat) durch die Vorstellung bezeichnet, dass die bewegliche Gelenkverbindung aus der unbeweglichen hervorgehe mittelst einer vom Centrum aus gegen die peripherische Schicht vordringenden Erweichung und Verflüssigung der Zwischensubstanz.«

H. Frey (Handbuch der Histologie und Histochemie 5. Aufl. 1876. p. 619: Während beim Embryo überall anfangs solide Verbindungsmassen vorkommen dürften, bleibt in der späteren Periode nur ein Theil in dieser Art. Bei anderen dieser ursprünglichen Verbindungsmassen beginnt ein Verflüssigungsprocess im Inneren, der zur Höhlenbildung führt, während sich die peripherischen Zellen jener Substanz zu dem Gewebe der Kapsel, ihrem Epithel etc. umgestalten«.

Hyrtl, in seiner Anatomie des Menschen 12. Aufl. 1873 pag. 201 sagt über die Entwicklung der Gelenke Folgendes: »In den frühen Perioden des Embryonallebens gibt es noch keine Gelenke. Ein weiches knorpelähnliches Blastem nimmt die Stelle der Gelenke ein. Dieses Blastem verflüssigt sich von innen nach aussen, und schwindet durch Resorption. Es bleibt von ihm nichts übrig als 1. die zunächst an die Knochen des betreffenden Gelenks anliegende Schicht, und 2. seine äusserste Begrenzungsmembran (Perichondrium.

Eine ältere Ansicht über die Entwicklung der Gelenke rührt, wie ich im Eingange bemerkte, von Bruch her. Dieser entspricht den Thatsachen viel eher als die angeführten »Verflüssigungstheorien«. Ich kann mich daher nur den Angaben jenes Forschers anschliessen und constatire damit auch einen Fall, in welchem eine richtige Beobachtung fast ganz in Vergessenheit gerieth, während sich an ihrer Stelle eine den Thatsachen wenig entsprechende Meinung einschlich. Henke und Reyher sagen über diesen Gegenstand (pag. 38 l. c.), wo es sich um den Uebergang von einer Syndesmose in eine Diarthrose handelt, Folgendes: »Hieraus kann unmittelbar ein Gelenk, eine Diarthrose werden, wenn die Zwischenscheibe sich verdünnt und schwindet und so die beiden Skeletabschnitte in unmittelbare Verbindung treten, die dann mit der Zeit zu einer abgeplatteten Berührung bleibend knorpeliger Oberflächen sich gestaltet.«

Gehen wir nun zu unserem Objecte über, so finden wir (etwa an dem Schnitte 26) Folgendes: An gewissen Stellen der Skelettheile da, wo zwei derselben direct an einander oder an einen der Hülfsapparate (Menisci oder Kapsel) stossen, ist die chondrogene Schicht verschwunden, oder nur noch als ganz schwach rosa gefärbter Saum vorhanden. Auf Schnitt 26 (Fig. 11) ist dieses besonders gut an den correspondirenden Flächen von Patella und Femur wahrzunehmen; auf anderen Schnitten sieht man dasselbe an den einander zugewendeten Flächen des Meniscus lat. einerseits und der Tibia und Femur andererseits. An diesen Stellen sind sämmtliche Elemente der chondrogenen Schicht in Knorpel umgewandelt, und zwei glatte Knorpelflächen grenzen direct aneinander. An einer Stelle in der Mitte der Grenzlinie zwischen beiden ist noch keine Spaltbildung zu sehen, sie stossen so genau aneinander, dass auch mit den stärksten Vergrösserungen eine Spalte nicht nachzuweisen ist. Man bemerkt hier blos eine scharfe lineare Abgrenzung zwischen beiden Theilen. An demselben Objecte, etwas entfernt von der erwähnten Stelle sieht man die Linie in eine ganz feine Spalte, aber von völlig glatten Rändern begrenzt, zwischen beiden Knorpeln sich fortsetzen. Diese feine Spalte repräsentirt die Gelenkhöhle, wie sie sich uns in ihrem aller-

Erstere wird zum Knorpelüberzuge der Gelenkfläche des Knochens, letztere zur Kapsel des Gelenkes. Schmilzt der Knorpel, welcher die Stelle eines zukünftigen Gelenks einnimmt, an zwei Punkten, welche beim Fortschreiten der Verflüssigung nicht mit einander zusammenfliessen, sondern durch einen Rest obigen Blastems von einander getrennt bleiben, so wird ein zweikammeriges Gelenk entstehen, in welchem sich die Scheidewand der Kammern entweder zu einer Cartilago interarticularis oder zu intracapsulären Bändern umbildet.«

ersten Zustande zeigt. Etwas anders verhält sich diese Spaltbildung da, wo sie nicht direct zwischen zwei knorpeligen Skelettheilen, sondern zwischen einem Meniscus und einem knorpeligen Theile auftritt. Dies führt uns zunächst auf die histologische Entstehung der Menisci und der Gelenkkapsel. In dem noch sehr indifferenten Gewebe, welches sich zwischen den Skelettheilen und den Muskeln überall continuirlich (siehe z. B. Fig. 12) und gleichmässig erstreckt, sieht man an den oben als Menisci bezeichneten Stellen eine Gewebsverdichtung. Bei schwacher Vergrösserung gibt sie sich einfach durch stark rothe Tinction und scharfe Begrenzung kund. Starke Vergrösserung zeigt eine Anhäufung kleiner rundlicher und spindelförmiger Bindegewebszellen, welche wenig stark roth sich färbende Intercellularsubstanz differenzirt haben. Mit Ausnahme der gegen die Gelenkhöhle sehenden Flächen besteht überall ein geweblicher Uebergang in das umgebende weniger differente Bildungsgewebe. Wo die Gelenkhöhle oder vielmehr die Spalte einerseits von einem knorpeligen Skelettheile und andererseits von dem Meniscus oder der Kapsel begrenzt wird, zeigen ihre beiden Begrenzungslinien ein verschiedenes Verhalten. Während die vom Knorpel gebildete Linie ganz gleichmässig ist, zeigen sich hie und da am Meniscus (oder an der Gelenkkapsel) einige spindelförmige Bindegewebszellen, welche frei in die Spalte hereinragen. Was aus diesen Zellen wird, kann ich nicht mit Sicherheit angeben: wahrscheinlich ist, dass sie sich nicht erhalten, aber auf welche Weise sie zu Grunde gehen, war mir unmöglich zu eruiren. Da dieselben aber kein constantes Vorkommniss sind, ist diese Frage von untergeordneter Bedeutung. Wichtig ist jedoch für die weitere Entwicklung der Gelenkhöhle, dass die feine soeben beschriebene Spalte an ihren beiden Enden da, wo sie nicht mehr zwischen zwei Knorpelflächen liegt, sich manchmal buchtig erweitert zeigt, wie schon oben bei Schnitt 26 (Fig. 11) erwähnt wurde. Vorgreifend muss ich bemerken, dass bei diesem Embryo das Muskelgewebe Fortschritte in der Entwicklung gemacht hat, wodurch wenigstens einigermassen kräftige Contractionen möglich sind. Man wird nun annehmen dürfen, dass in Folge von solchen Zuckungen, erstens, die anfangs sich noch berührenden Gelenkflächen separirt werden, und zweitens, indem durch eine Verschiebung der festeren Theile aneinander, die von den weicheren Theilen begrenzten Partien der Gelenkspalte mechanisch ausgezogen werden, sowie dass später bei dem Ruhezustande die einmal gewonnene Ausdehnung der Gelenkspalte bestehen bleibt und

sich in der Gestalt solcher kleiner buchtförmigen Räume erhält. Hierfür spricht, dass diese Ausbuchtungen der Höhle immer nur da gesehen werden, wo direct eine Muskelzuckung durch die anatomische Anordnung der Muskeln als möglich befunden wird. Man sehe nur auf Fig. 11 die Gelenkspalte zwischen Patella und vorderer Gelenkfläche des Femur mit ihren zwei Buchtungen und man wird es verstehen, wie diese durch einige schwache Zuckungen des Quadriceps und eine kleine Verschiebung der Patella am Femur entstanden sein mögen. Nachdem ich gezeigt habe, dass die Spaltbildung zwischen den solideren Theilen zuerst auftritt, ist es klar, dass jene Ausbuchtungen von diesen Gelenkspalten ausgingen. Diesen Befunden fand ich die an einer Anzahl von Rindsembryonen beobachteten Thatsachen völlig entsprechend.

Meine Darstellung der Entwicklung der Gelenkhöhle stimmt nun zwar im Wesentlichen mit der Bruch'schen Angabe, nach welcher die Gelenkhöhlen »durch Dehiscenz der zwischen den Knorpelenden übrig gebliebenen nicht mehr zum Wachsthume des Knorpels verwendeten Bildungsgewebes« entständen, allein auf die Verschiedenheit muss ich doch aufmerksam machen, dass nach meinen Untersuchungen die Gelenkhöhle vielmehr durch eine Trennung der Knorpelenden zwischen denen kein Bildungsgewebe mehr übrig geblieben ist, entsteht. Bruch sagt auch einige Zeilen weiter unten: »Die Gelenkhöhlen sind, sobald überhaupt eine Gelenkhöhle wahrnehmbar ist, stets nackt, d. h. von der Knorpelsubstanz gebildet.« Diese Angabe stimmt zwar nicht mit der anderen überein, ist aber jedenfalls nach meinen Darstellungen als die genauere und richtige anzusehen.

An den in unmittelbarem Contact befindlichen Stellen des Gelenkes ist von einer Gelenkflüssigkeit selbstverständlich keine Rede, denn es besteht eben hier kein Raum für eine solche; dagegen ist mit dem Erscheinen der von mir vorhin erwähnten Buchtungen der primären Gelenkhöhle das Auftreten eines diese füllenden, wenn auch in ganz geringem Maasse vorhandenen Fluidums zu berücksichtigen. Zur Annahme, dass zur Herstellung desselben Gewebe aufgelöst worden ist, habe ich keinen Grund finden können. Nirgends sind an den in Frage kommenden Stellen auf eine Zerstörung deutbare Erscheinungen zu beobachten. Jenes Fluidum wird daher nur als Plasma zu gelten haben, welches in den entstandenen Gewebslücken sich sammelte, und als ein Vorläufer der Synovia betrachtet werden kann.

Das Kapselband entwickelt sich selbständig ebenso wie die Menisken, indem aus dem indifferenten Gewebe von bestimmten Stellen des einen Skelettheiles zu eben solchen (siehe Fig. 9. 10. 11, 12, 13) des gegenüberliegenden, deutliche, bei schwacher Vergrösserung auf den Schnitten als rothe Streifen erscheinende Züge sich erstrecken. Sie bestehen aus spindelförmigen Bindegewebszellen mit wenig Intercellularsubstanz, die sich streifig ausnimmt. Ihr Verlauf ist scheinbar von dem Perichondrium eines Knorpels zu dem des anderen, sie sind aber nicht so ohne weiteres mit dem Perichondrium zusammenzustellen, denn sie entstehen durch selbständige Differenzirung aus dem ganz gleichmässigen Zwischengewebe, welches sich allenthalben noch zwischen den Muskeln und den Skelettheilen fand. Die Anlage des Kapselbandes steht nach innen, gegen die später von ihm umschlossene Gelenkhöhle zu überall in continuirlichem Zusammenhang mit noch indifferentem Bindegewebe. Dieses füllt die Interstitien zwischen den bezüglichen Skelettheilen vollständig aus mit Ausnahme jener bereits beschriebenen Stellen, an denen eine Gelenkhöhle sich bemerkbar gemacht hat.

Bei Embryo 2 sahen wir bereits die einfache aus schwachen Zügen bestehende, erste Anlage der Kreuzbänder in der Fossa intercondyloidea vom Femur zur Tibia verlaufen. Die Anlage war kaum von dem indifferenten Gewebe, welches die ganze Fossa intercondyloidea ausfüllte, durch eine ganz schwach rothe Färbung und ein etwas streifiges Aussehen deutlich abgehoben. Bei Embryo 3 ist aus dieser einfachen Anlage eine complicirtere Einrichtung geworden, indem verschieden gerichtete Faserzüge scharf hervortreten, welche aus spindelförmigen in ihrer Längsrichtung reihenweise angeordneten Bindegewebszellen bestehen. Sie werden in Carmin sehr stark roth gefärbt und sind dadurch gegen das mit ihnen überall zusammenhängende weniger differente Gewebe der Fossa intercondyloidea deutlich abgesetzt. Das Lig. menisci lat. besteht aus demselben jungen Sehnengewebe und ist gleichfalls an Ort und Stelle aus demselben indifferenten Gewebe entstanden[1].

---

[1] Bezüglich der histologischen Befunde des Muskelsystems und seiner Hülfsapparate constatire ich vor Allem, dass jetzt zum ersten Male von scharf begrenzten Muskelbäuchen, die in kürzere oder längere Sehnen übergehen, gesprochen werden kann. Man unterscheidet an den Muskeln deutliche noch ziemlich schmale Fasern, welche eine regelmässige Querstreifung zeigen, und sehr reich an Kernen sind. An isolirten Fasern trifft man mehr oder weniger Protoplasma längs der contractilen Substanz. Von Sarcolemma war es mir nicht möglich eine Spur zu sehen. An den Stellen, an welchen sich die Muskelfasern

## Zusammenfassung der Untersuchung des Embryo 3.

Der Controle wegen hatte ich von einem anderen menschlichen Embryo dieses Stadiums die das Knie bildenden Skelettheile aus den Weichtheilen herauspräparirt um dieses Präparat und das körperliche Bild, welches ich aus meinen Serien construirte mit dem Skelet eines Knies vom Neugebornen zu vergleichen. Es ergab sich eine fast vollkommene Uebereinstimmung in den Formen sämmtlicher Theile beider Objecte. Die sehr geringen Differenzen beziehen sich auf unserem Zwecke ferner liegende Verhältnisse. Das charakteristische an diesem Stadium ist aber das Auftreten der Gelenkhöhle, durch welchen Vorgang es von den früheren Stadien leicht unterschieden werden kann. Die Gelenkhöhle ist vorerst nur als Spalte nachzuweisen, welche durch die ersten Muskelbewegungen da, wo sie nicht an Skelettheile grenzt, etwas ausgedehnt ist. Sie zeigt jetzt noch sehr bescheidene Dimensionen, bei diesem Embryo speciell ist sie gleichzeitig an zwei getrennten Punkten aufgetreten. Erstens findet sich zwischen vorderer Fläche des Femur und der Patella eine Gelenkspalte, welche sich entlang dem Condylus lat. femoris bis an seine hintere Peripherie fortsetzt. Auf diesem Wege wird sie distalwärts begrenzt vom Meniscus lat. und vom hinteren Theile des Kapselbandes. Die zweite Spalte, welche nicht mit die-

in die Sehnen fortsetzen, ragen sie mit zugespitzten Enden zwischen das streifige aber noch ziemlich lockere junge Sehnengewebe ein, so zwar dass sich das Bindegewebe ziemlich weit zwischen die Fasern herauferstreckt. Das Gewebe der Sehnen ist gleich demjenigen der Kreuzbänder und der Menisken zusammengesetzt, man erkennt spindelförmige in der Längsrichtung angeordnete Bindegewebszellen mit wenig streifiger Intercellularsubstanz. Kaum braucht wohl erwähnt zu werden, dass von den Ranvier'schen Umhüllungszellen noch nichts zu sehen ist. Der Ansatz der Sehnen findet immer am Perichondrium resp. Periost der Skelettheile statt, welches aus ähnlichen zelligen Elementen besteht. Die einzelnen Muskelgruppen und Muskelbäuche sind von einander durch bindegewebige Septa getrennt, die im Vergleich zu dem ausgebildeten Zustande noch sehr dick erscheinen. Bekanntlich ist die Ausbildung des Bindegewebes mit einer erheblichen Volumsverminderung verbunden. Dennoch zeigen diese dem Perimysium und den Fascien entsprechenden Septa eine deutliche Sonderung gegen das zwischen ihnen und den Muskelbäuchen selbst liegende, wenig differente Bildungsgewebe. Somit ist bei unserem Embryo zweifellos ein Functioniren der einzelnen Muskelbäuche mehr oder weniger in demselben Sinne wie auch später möglich, d. h. es können nun die Muskeln einzeln und gesondert, entsprechend ihren mechanischen Angriffspunkten, auf die Skelettheile eine Wirkung äussern, welche sich als Lageveränderung derselben kundgeben wird. Zunächst werden die Excursionen noch sehr geringe sein und auch nur schwache Kraftleistungen repräsentiren.

ser zusammenhängt, liegt zwischen Cond. med. femoris und Meniscus med. Bei anderen Embryonen fand ich meist die Gelenkhöhle als einfache Spalte von der Spalte zwischen Patella und Femur sich entwickelnd. Es ist jedoch hierin kein constantes Verhältniss nachzuweisen, vielmehr kommen auch hier individuelle Schwankungen vor. Sogar an den beiden Extremitäten eines Embryo fand ich in dieser Hinsicht grosse Differenzen.

Zugleich mit der Entwicklung der Gelenkhöhle haben sich sämmtliche Hülfsapparate des Kniegelenkes differenzirt. Die beiden Menisci sind (wie auch später) in der Form zweier sichelförmiger aus Bindegewebe bestehender Scheiben zwischen Femur und Tibia eingelagert. Mit ihren breiten, also dem Rücken der Sicheln entsprechenden Rändern sind sie mit der Gelenkkapsel verwachsen. Ihre distalen, der Tibia zugewendeten Flächen sind noch in grösserer Ausdehnung als später mit derselben vereinigt. Von dem Meniscus lat. geht ein runder Strang ab, welcher quer durch den hinteren Theil des Knies verlaufend sich am Cond. med. femoris inserirt. Es ist das Lig. menisci lateralis, welches später beim Erwachsenen bedeutende Reductionen erleidet und oft nur durch wenige Fasern repräsentirt ist. Bei unserem Embryo ist es ebenso stark wie eines der Kreuzbänder.

Die Kreuzbänder zeigen uns genau dasselbe Verhalten wie beim Erwachsenen, es sei denn, dass sie noch etwas mehr unter einander und mit den Menisken zusammenhängen; jedoch lässt sich das nicht genau angeben, da ja auch bei manchen Kniegelenken von Erwachsenen beide Kreuzbänder durch ausgiebigen Faseraustausch verbunden sind.

Das Kapselband ist überall deutlich vorhanden, vorn hängt es beiderseits mit der Sehne des M. quadriceps, der Patella und dem aus ersterer entstandenen Lig. patellae zusammen. An der hinteren Seite des Gelenkes ist es als dünne Membran vom Femur zur Tibia ausgespannt. In der Mitte seines Verlaufes zwischen Femur und Tibia wird es durch die Verwachsung mit den Menisken von innen her an einer Stelle stark verdickt. Nirgends liegt das Kapselband den Knorpeln direct an, sondern ist überall durch indifferentes Gewebe von denselben getrennt. Alle äusseren accessorischen Bänder sind angelegt: besonders stark ausgebildet ist das Lig. accessorium laterale (laterale externum). Alle diese Theile hängen aber noch unter einander zusammen durch indifferentes Gewebe, aus welchem sie sämmtlich in loco entstanden sind.

Von den beim ausgebildeten menschlichen Kniegelenke bekannten Einrichtungen fehlen uns jetzt nur noch untergeordnete Gebilde, nämlich die Ligg. alaria, das Lig. mucosum und die Villi synoviales, welche, alle mit der weiteren Ausbildung der Gelenkhöhle im nächsten Zusammenhange stehen. Ich fasse diese Ergebnisse in folgende Sätze zusammen:

Die Gelenkhöhle und sämmtliche Hülfsapparate des Kniegelenkes treten fast gleichzeitig und zwar ziemlich spät (zu Anfang des 3. Monats der Schwangerschaft) auf, nachdem schon viel früher die knorpeligen Gelenkenden bestimmte, den späteren Zuständen ähnliche Formen angenommen haben.

Die Gelenkhöhle entwickelt sich aus dem Indifferenzstadium zwischen den knorpeligen Flächen zweier Skelettheile, indem sowohl das die beiden Skeletenden verbindende indifferente Gewebe, als auch die beiden chondrogenen Schichten derselben sich successive in Knorpel umwandeln. Eine Dehiscenz der zwei an einander stossenden Knorpelflächen erfolgt wahrscheinlich durch Muskelcontraction. Bei der Bildung der Gelenkhöhle resp. der Fortsetzung derselben zwischen einerseits knorpelige und andererseits bindegewebige Theile, werden die vorher vorhandenen indifferenten Gewebe in die bezüglichen ausgebildeten Gewebsformen übergenommen.

Die Menisken, die Kapsel, die Kreuzbänder und sämmtliche andere accessorische Bänder, gehen in loco aus dem indifferenten, theils zwischen den Gelenkenden theils um dieselben befindlichen Gewebe hervor.

Da wir gesehen haben, dass schon vor dem Auftreten functionsfähiger Muskeln eine bedeutende und bestimmte Ausbildung der Gelenkflächen in der Richtung ihrer späteren Formen existirt, so ist auch der Werth des jetzt erst wirksamen Einflusses der Muskelaction nicht sicher bestimmbar.

### 4. Embryonen von 6,0 cm und spätere Stadien bis zur Geburt.

An diesen Embryonen gemachte Beobachtungen beziehen sich vorwiegend auf die Entwicklung untergeordneter Theile des Kniegelenkes. Ich übergehe die Beschreibung der Skelettheile, ihren jeweiligen Verknöcherungszustand und andere Eigenschaften, weil

dies bei der bereits bestehenden Ausbildung der Gelenkflächen für unsere Zwecke bedeutungslos wäre. Wir richten unsere Aufmerksamkeit vielmehr auf die Gelenkhöhle und ihre Differenzirung, welche sich bei Embryo 3 eben erst gebildet hatte.

Bei einem Embryo von 6,5 cm Steissscheitellänge zeigt die Gelenkhöhle eine den Formen der Gelenkflächen folgende Ausdehnung. Ich unterscheide nach den doppelten functionellen Beziehungen an ihrem Raume zwei Abschnitte, einen proximalen und einen distalen, beide zwar durch die Menisken zum Theil getrennt aber doch nur einen zusammenhängenden Raum repräsentirend. Die proximale Gelenkhöhle ist weit mehr entwickelt als die distale. Lateral ist sie als dünner schmaler Spaltraum zwischen Femur und Meniscus lat. zu erkennen. Je weiter man sie medianwärts verfolgt, um so enger wird sie, bis sie im mittleren Theil des Gelenkes verschwindet. Zwischen Patella und Femur besteht ein deutlicher Hohlraum, welcher sich von aussen nach innen über die vordere Fläche des Femur und bis in die medial zwischen Femur und Meniscus med. gelegene Spalte erstreckt. Derselbe Hohlraum communicirt auch mit demjenigen, welcher zwischen Condylus lat. femoris und Meniscus lat. besteht.

Die distale Gelenkhöhle ist weniger ausgedehnt. Sie zeigt sich blos als schmale Spalte zwischen den beiden Condylen der Tibia und denjenigen des Femur da, wo diese beiden Theile direct an einander stossen: also nahe der Mitte des Gelenks. Hier communicirt auch die proximale mit der distalen Gelenkhöhle. Lateral und medial erstreckt sich die distale Gelenkhöhle nur auf sehr kurze Strecken zwischen die Menisci und die Condylen der Tibia.

Das Gebilde, welches wir oben bei Embryo 3 als kleine Bucht sahen, hat sich nun zu einem länglichen Raume ausgedehnt, welcher sich einerseits schon beträchtlich weit nach oben zwischen die Sehne des M. quadriceps und vordere Fläche des Femur erstreckt und distal, entlang der unteren Fläche des Femurendes, bis gegen die Ansatzstelle der Kreuzbänder sich fortsetzt.

Der trapezoïde Raum, welcher vorn im Gelenk liegt, vom Lig. patellae, Lig. cruciatum ant., der proximalen vorderen Fläche der Tibia und der schräg gestellten distalen Fläche der Patella begrenzt wird, zeigt sich im Wesentlichen ähnlich wie bei Embryo 3. An gewissen Stellen erscheint das ihn füllende Gewebe aufgelockert, an anderen straffer, in Carmin intensiver sich färbend. An einigen Stellen erweist es sich sehr gefässreich. Ein solcher Zug strafferen

Bindegewebes läuft mit breiter Basis beginnend in gerader Linie vom Lig. patellae zum vorderen oberen Theile der Fossa intercondyloidea femoris, gegen welche er sich verschmälert hat. Es ist die Anlage des Lig. mucosum. Gegen die aufgelockerten Stellen buchtet sich die Gelenkhöhle aus indem sie sich um die festeren herumschlägt. Zwei beiderseits vom Lig. mucosum übrigbleibende an der vorderen Fläche des Gelenkes befindliche Gewebsmassen bilden sich zu den Lig. alaria, über und unter welchen die Gelenkhöhle sich ausbuchtet. Die Verhältnisse der Gelenkhöhle entsprechen somit bis auf untergeordnete Einrichtungen dem vom Erwachsenen bekannten Zustande. Diese Ausdehnung der Gelenkhöhle entspricht den verschiedenen Bewegungen der Skelettheile und den sich an die Gelenkkapsel inserirenden Muskeln. Man findet die primär zwischen zwei Skelettheilen aufgetretene Gelenkhöhle jeweils da am meisten ausgebildet, wo sie von beweglicheren Theilen begrenzt wird, also z. B. zwischen Patella und vorderer Fläche des Femur. Wir sehen somit, wie die Gelenkhöhle von Anfang an bis zu ihrer vollendeteren Ausbildung sich immer nach den Skelettheilen richtet.

Die histologischen Vorgänge bei dieser Ausbildung der Gelenkhöhle bieten nichts Bemerkenswerthes. Jedoch möchte ich manche, über eine epitheliale oder endotheliale Auskleidung der Gelenkhöhle gebildete Vorstellung auf Grund dieser embryologischen Untersuchungen modificiren. Die primäre Gelenkhöhle ist ein Spalt, welcher anfänglich von zwei glatten Flächen, entweder hyalinem Gelenkknorpel oder diesem und straffem Bindegewebe der Menisken begrenzt wird. Sie erstreckt sich allmälig in das die Knorpelenden und die inneren Bänder umgebende Bindegewebe herein. Ein Epithelgewebe kommt zu keiner Zeit in der Gelenkhöhle vor. Sie ist immer einfach von Bindegewebe umgeben, sobald sie sich über die Knorpelflächen hinaus begibt. Die Silberzeichnungen, welche man erhält, sind nur der Ausdruck der Grenzen einfacher grösserer Bindegewebszellen, welche wenig Intercellularsubstanz ausgeschieden haben. Will man diese Zellen als Endothelzellen bezeichnen, so kann das mit demselben Rechte geschehen, mit dem überhaupt dieser Ausdruck angewandt wird.

Bei der Ausdehnung der Gelenkhöhle längs eines knorpeligen Skelettheiles hält sie sich keineswegs dicht am Knorpel, sie wird vielmehr durch eine gegen die Peripherie hin immer dicker werdende perichondrale Lage vom Knorpel getrennt. An der Stelle des er-

sten Auftretens der Gelenkhöhle zwischen Patella und Femur sind ihre beiden Grenzlinien vom nackten Knorpel gebildet; da wo sie sich aber abwärts oder proximal zwischen Femur und Sehne des Quadriceps fortsetzt, ist ihre Grenze nicht mehr von dem nackten Knorpel des Femur dargestellt, sondern hier liegt dem Knorpel noch eine dickere Schicht von Perichondrium auf. Die bei diesem Embryo in der angegebenen Weise ausgebuchtete Gelenkhöhle ist verhältnissmässig weniger von nacktem Knorpel begrenzt als später beim ausgebildeten Zustande. Die Patella z. B. sieht mit einer ziemlich kleinen Knorpeloberfläche in die Gelenkhöhle herein, weil ihre ganze Peripherie noch von chondrogener Schicht bedeckt ist, welche sich erst in Knorpel verwandeln muss, bevor auch hier die Gelenkhöhle von Knorpel begrenzt sein kann. Die chondrogene Schicht der Patella geht überall continuirlich in das umgebende Bindegewebe über, nach deren Umwandlung in Knorpel die Gelenkhöhle in der Umgebung der Patella von Bindegewebe begrenzt wird.

Eine diesem entgegenstehende Angabe von K. B. Reichert[1]) muss also auf Täuschung beruhen, wie denn auch von anderer Seite dem widersprochen ward. So sagt Tillmanns[2]): »Mir ist es weder beim Fötus von Menschen noch von Thieren gelungen, die Existenz einer vollständigen Endothelbedeckung auf der Fläche des Knorpels zu constatiren.« Für den Erwachsenen ist es schon längst durch Birkett[3]) und Andere Gerlach, Todd und Bowman[4]) bekannt geworden, dass der Gelenkknorpel unmittelbar in die Gelenkhöhle hereinsieht.

Bei älteren Embryonen von 10 und 12 cm Steissscheitellänge ist die Entwicklung der Gelenkhöhle fast vollendet. Lig. alaria und Lig. mucosum sind vollständig gesondert und ragen frei in die Gelenkhöhle herein. Die chondrogene Schicht der Skelettheile ist fast vollständig verschwunden, indem sie sich unter gleichzeitiger

---

[1]) Bericht über die Fortschritte der Mikroskopischen Anatomie. Müller's Archiv 1849. pag. 16: »Im Foetalzustande des Menschen und der Haussäugethiere liess sich an der ganzen inneren Oberfläche der Synovialkapsel Epithelium nachweisen. Auf dem Gelenkknorpel lag dasselbe unmittelbar auf der Knorpelsubstanz auf. In der Form glich es ganz dem innersten Epithelium an den Gefässen.«

[2]) Beiträge zur Histologie der Gelenke. Archiv für Mikroskopische Anatomie 1874. X. pag. 415.

[3]) On healthy and morbid Articulations. Guy's Hospital Reports, Second Series. Vol. VI Part I. pag. 35.

Ausdehnung der osteogenen Schicht zu Knorpel umgewandelt hat. Die noch ganz knorpeligen Epiphysen der Skelettheile sind jetzt von Gefässcanälen durchzogen.

In dieser Periode des Embryonallebens sieht man auch die ersten Spuren einer Gelenkhöhle zwischen Fibula und Tibia in Form eines feinen spaltförmigen Hohlraums, welcher mit der distalen Gelenkhöhle zwischen Tibia und Meniscus communicirt. Die tibiofibulare Gelenkhöhle gehört somit zur Hauptgelenkhöhle, stellt keine selbständige Bildung vor. Diese Thatsache ist von Bedeutung, weil sich in ihr die Spur eines primitiveren Zustandes erkennen lässt, in welchem auch die Fibula mit dem Femur articulirte. Eine solche gegen das Femur gerichtete Articulation kann aber hier für die Fibula nicht mehr bestehen, da sie bereits lange vor jeder Gelenkdifferenzirung durch die Tibia vom Femur abgedrängt wurde. Eine gegen die Fibula hin sich ausbildende Gelenkhöhle kann daher nur zwischen ihr und der Tibia auftreten. Das functionelle Uebergewicht, welches die Tibia im Vergleiche zur Fibula ausgebildet hat, macht die veränderte Beziehung der Fibula zum Kniegelenke verständlich. Die in der Communication dieses Tibiofibulargelenkes mit dem Kniegelenke ausgesprochene Zusammengehörigkeit bleibt übrigens noch längere Zeit bestehen, da nach Wenzel Grubers Angaben jener Zusammenhang auch noch beim Neugebornen getroffen wird und sich zuweilen sogar noch beim Erwachsenen erhält.

Bei noch älteren Embryonen etwa aus dem 6. Monate der Schwangerschaft sieht man die ersten Spuren der Synovialzotten an den Rändern der Gelenkknorpel auftreten. Namentlich deutlich sind dieselben da, wo die nackten Knorpelflächen in das Bindegewebe der Synovialmembran übergehen. Wahrscheinlich ist ihre Entstehung mit den jetzt sehr ausgiebigen Bewegungen des Fötus verknüpft, indem durch diese das Bindegewebe immer mehr von dem Knorpel abgedrängt wird, wobei sich dann einige Bündel loslösen mögen, um als Synovialzotten fortzubestehen. Für diese Ansicht spricht die Structur der Zotten. Dieselben präsentiren sich als ganz unregelmässige feine Bindegewebsbündel, welche oft ausgefasert endigen und welchen hie und da einige Knorpelzellen anhängen. Henle beschreibt dieselben ganz ähnlich für den Erwachsenen.

Das Ergebniss der Untersuchung dieser älteren Embryonen fasse ich in Folgendem zusammen:

Die Ligamenta alaria, das Lig. mucosum und die Villi synoviales entstehen unmittelbar in Zusammen-

hang mit der Ausbuchtung der primären Gelenkhöhle, in loco aus dem jungen Bindegewebe, welches zwischen den Skelettheilen von Anfang an sich fand.

Die Synovialmembran der Gelenke ist von entwicklungsgeschichtlichem Standpunkte ein rein bindegewebiges Gebilde, dessen innere Fläche von keiner Epithelialbildung überkleidet wird[1]).

---

Für die bis jetzt noch wenig genauer untersuchten Verbindungsweisen der Skelettheile in niederen Zuständen habe ich einige Beobachtungen angestellt, die ich hier beifügen will.

Es ist bekannt, dass die einfachsten Verhältnisse der Skeletverbindungen unter den Fischen bestehen. Die genauere Beurtheilung dieser Verhältnisse bedarf jedoch einer histologischen Prüfung, die, soweit mir bekannt, noch nicht vorgenommen ward. Von Selachiern habe ich hierauf die Verbindungen der Bauchflossentheile junger Haie untersucht (Acanthias vulg. und Scyllium canicula) und speciell das Gelenk zwischen Meso- und Metapterygium ausserdem aber noch die Gelenke zwischen den Gliedern der Radien. Das Gewebe der Radienglieder ist typischer Hyalinknorpel. Die hyaline Intercellularsubstanz überwiegt bei weitem die zelligen Elemente. Gegen jedes der beiden Gliedenden erscheinen die zelligen Elemente etwas

---

[1]) Man kann dahingestellt sein lassen, ob die innerste Schicht dieses Bindegewebes, wie dies Hüter, Böhm, Tillmanns angeben, eine besondere einem Epithel vergleichbare Lage sei, man darf aber nicht verkennen, dass hier genetisch ganz andere Verhältnisse als bei den serösen Höhlen gegeben sind. An der Wandung der letzteren treffen wir, ohne Ausnahme eine Epithellage als innere Abgrenzung. Diese Epithelschicht erhält sich lange scharf von der unter ihr liegenden Bindegewebsschicht abgesetzt und ganz allmälig gehen aus ihr jene eigenthümlichen Zellformationen hervor, welche man in Verwandtschaft mit Bindegewebselementen zu bringen versucht hat. Am Ausgangspunkte findet man also hier ein entschiedenes Epithelialgewebe, während der Endpunkt der Entwicklung Formelemente aufweist, die bezüglich ihrer Deutung zweifelhaft sein könnten. Sie waren das wenigstens insofern, als Manche in ihnen keine Epithelien mehr erkennen wollten. Stellen wir dem das Verhalten der Gelenkhöhle gegenüber, so ergibt sich das gerade Gegentheil, indem anfänglich nirgends Epithelformen bestehen, überall ganz zweifelloses Bindegewebe die Begrenzungen der Höhlen darstellt, und erst zuletzt Zellformationen mit annähernd epithelialem Charakter erscheinen. Eine Vergleichung synovialer Höhlen mit serösen Räumen dürfte daher jeder morphologischen Begründung entbehren.

näher an einander gerückt. Das Gewebe zwischen zwei Gliedern stellt sich als eine schmale Zone dar, welche im Centrum des Gelenkes am dünnsten ist und peripherisch sich ein wenig verdickt. Selbstverständlich hat also das Ende eines jeden Radialgliedes eine etwas abgerundete oder kuppelförmige Gestalt. Durch Färbung mit Haematoxylin erkennt man folgende Thatsachen. Das Erste, ins Auge fallende, ist eine fast vollständige Gewebscontinuität. Die Intercellularsubstanz des Knorpels färbt sich überall ganz gleichmässig blau, während das Protoplasma der zelligen Elemente ungefärbt bleibt, und nur der Kern die blaue Farbe aufnimmt. Man sieht nun, dass sich überall von dem einen Knorpelglied zum anderen ein netzartig angeordnetes System von blauen Fasern herüberzieht. Diese Fasern hängen ganz direct mit der Intercellularsubstanz der knorpeligen Glieder zusammen. Sie zeigen sich jedoch bei genauer Untersuchung als nicht ganz exact so beschaffen wie die hyaline Intercellularsubstanz, indem man an ihnen eine geringe streifige Differenzirung erkennen kann. Zwischen diesen netzförmigen Bälkchen, welche, je weiter sie sich vom Hyalinknorpel entfernen, immer dünner werden, liegen überall massenhaft Knorpelzellen, welche aber mehr plattgedrückt erscheinen. An einigen Stellen finden sich in der Zwischenzone kleine spaltartige Hohlräume, die durch Zerrung hervorgebracht sein können, welcher diese Zone bei den Bewegungen der Flosse ausgesetzt ist. Hierin sehen wir den niedersten Entwicklungszustand einer Verbindung zweier Knorpelstücke, welche vermittelst ihrer, einer besonderen Differenzirung unterworfenen Intercellularsubstanz noch zusammenhängen, repräsentirt. Man könnte mit vollem Rechte von einem Radius behaupten, dass wir hier einen einzigen Knorpelstab vor uns haben, welcher auf verschieden langen Strecken eine besondere Veränderung seiner Intercellularsubstanz zeigt, durch welche er der Quere nach in verschiedene Segmente getheilt wird. Die Einheit eines solchen Radius kann aber bei der vollständigen Continuität eines und desselben, an bestimmten Stellen nur modificirten Gewebes unmöglich bestritten werden. Die Ausbildung dieser Quertheilung der Radien ist auch graduell, an verschiedenen Stellen eine sehr verschiedene und alle Uebergänge bestehen vom intacten hyalinen Knorpelgewebe bis zu solchem bei dem die hyaline Intercellularsubstanz sich zu faserigen netzartig angeordneten Zügen verändert hat. Das die Verbindung herstellende Gewebe ergibt sich hier als eine blosse Sonderung des Ske-

letgewebes selbst, steht zu dem letzteren in gar keinem auffälligen gegensätzlichen Verhalten und gibt damit einen deutlichen Ausdruck für den niederen Zustand der Verbindungsweise selbst.

Ein functionell etwas weiter ausgebildetes d. h. eine freiere Bewegung erlaubendes Gelenk, nämlich das zwischen Mesopterygium und Metapterygium, habe ich auf dieselbe Weise untersucht. Auf einem verticalen Längsschnitte durch dieses Gelenk sieht man an keiner Stelle eine Continuitätstrennung, ja nicht einmal derartige kleine Spalten wie die bei den radialen Verbindungen beobachteten. Die Verbindungszone ist viel breiter wie bei den soeben beschriebenen Gelenken. Es existirt auch hier noch eine vollständige Continuität zwischen der Intercellularsubstanz des Hyalinknorpels der Skelettheile und derjenigen der Zwischenzone. Die Intercellularsubstanz der letzteren hat sich jedoch nun in der früher schon angebahnten Richtung weiter differenzirt und zeigt sich jetzt stark streifig und von ganz anderer Lichtbrechung als die des Hyalinknorpels: ausserdem ist sie für das Färbemittel nicht mehr so empfänglich, indem sie, damit behandelt, nur äusserst schwach bläulich erscheint. In dieser Intercellularsubstanz liegen jedoch noch zahlreiche unzweifelhafte Knorpelzellen, welche sich durch eine ganz schmale hyaline Kapsel als solche kennzeichnen. Durch die faserige Differenzirung der Intercellularsubstanz wird dieselbe offenbar sehr stark und biegsam und gestattet ziemlich ergiebige Bewegungen der betreffenden Skelettheile. Von diesen Zuständen der Gelenke bei Haien ausgehend, will ich, auf das Kniegelenk mich beschränkend, nun noch ganz kurz über einige bei Amphibien und Reptilien bezüglich der Gelenkbildung angestellte Untersuchungen Mittheilung machen.

Von Amphibien wählte ich Salamandra maculosa zur Untersuchung. Tibia und Fibula articuliren fast zu gleichen Theilen mit dem Femur. Bei ganz jungen Larven sieht man überall zwischen den Skelettheilen einen continuirlichen Zusammenhang. Das verbindende Gewebe hat eine ausserordentliche Aehnlichkeit mit Knorpelgewebe. Es unterscheidet sich von demselben nur durch seine mehr trübe streifige Intercellularsubstanz, welche jedoch direct in diejenige des Knorpels übergeht, indem sie allmälig hyalin wird. Von Gelenkhöhle ist noch keine Spur vorhanden.

Bei ausgewachsenen Salamandern stellen sich die Verhältnisse etwas anders, indem sich hier an gewissen beschränkten Stellen des Kniegelenks eine Gelenkhöhle ausgebildet findet. Zwischen Femur und Tibia besteht am mittleren d. h. gegen das Centrum gelegenen

Theil eine continuirliche Verbindung, welche durch ein eigenthümlich gebildetes Gewebe vermittelt wird. Aber am äusseren Theil bemerkt man eine deutliche Gelenkhöhle, zum Theil von zwei nackten Knorpelflächen zum Theil aber auch von der bindegewebigen Gelenkkapsel begrenzt. Zwischen Fibula und Femur besteht dasselbe Verhältniss; der continuirliche Zusammenhang der Gelenkenden beider wird ebenfalls durch dieses sonderbar veränderte Knorpelgewebe vermittelt, es reicht aber auch noch ein Fortsatz der Gelenkhöhle zwischen Fibula und Femur herein, welcher von der tibiofemoralen Gelenkhöhle ausgehend, der Beugefläche des Knies entlang herumzieht bis er zwischen Femur und Fibula in der Mitte des Gelenkes, da, wo Tibia und Fibula einander berühren, zu liegen kommt. Ausserdem findet sich noch eine starke fibröse Gelenkkapsel, welche die Gelenkenden gleichmässig umgibt, und nur da verstärkt erscheint, wo sie mit den vorbeiziehenden Sehnen der Muskeln verwachsen ist. Auf Rotationsbewegungen sich beziehende besondere Einrichtungen fehlen.

Das Verbindungsgewebe zwischen den Knorpeln bietet histologisch folgende charakteristische Besonderheiten. Behandelt man einen feinen Schnitt mit ammoniakalischer Carminlösung, so zeigt sich die Intercellularsubstanz des fraglichen Gewebes stark roth gefärbt, wogegen sich diejenige des hyalinen Knorpels der Gelenkenden vollständig farblos verhält. Die rothgefärbte Intercellularsubstanz geht direct in die ungefärbte über, sie ist in Form schräger von einem Knorpelende zum anderen verlaufender und verästelter Bälkchen angeordnet (s. Fig. 16), welche in ihren Zwischenräumen reihenweise, dicht an einander liegende Knorpelzellen enthalten. Die Bälkchen sind ziemlich breit und durch ein etwas streifiges, ja stellenweise körniges Aussehen gekennzeichnet. Diese Stränge von Knorpelzellen setzen sich direct mit jenen in Verbindung, welche in hyaliner Intercellularsubstanz eingebettet liegen. Der einzige Unterschied zwischen den Knorpelzellen des Hyalinknorpels und jenen anderen liegt in der mehr plattgedrückten Form der letzteren. Die Auffassung, welche wir uns von diesem Gewebe nach obiger Beschreibung bilden, können wir durch eine Berücksichtigung der Function und der Entwickelung desselben näher präcisiren. Vor allen Dingen begegnet uns eine schlagende Aehnlichkeit mit dem bei Selachiern beschriebenen Gelenkgewebe, welches wahrscheinlich mit der Differenzirung eines ursprünglich vorhandenen einheitlichen Knorpelstrahles in eine Reihe von Gliedstücken entstand. Bei Salamandra

sind solche unmittelbare Uebergänge nicht vorhanden, dennoch wird auf Grund obiger histiologischer Befunde auch hier eine ähnliche Entstehung anzunehmen sein, die freilich ontogenetisch nicht mehr erweisbar ist. Indem wir noch erwägen, dass dieses Gewebe bei den Bewegungen der Skelettheile einer ausserordentlichen Zerrung und Dehnung etc. ausgesetzt ist, wird es uns verständlich, dass hier eine physikalisch-chemische Veränderung und Anpassung der sonst ziemlich spröden und bauchigen hyalinen Intercellularsubstanz an die neuen, durch die Gelenkbildung gestellten Anforderungen stattfinden musste. Beim Frosch findet sich entsprechend der um vieles freieren Beweglichkeit seiner Hintergliedmaassen eine grössere Ausbildung des Kniegelenkes. Das Femur steht mit dem, durch die verschmolzenen Tibia und Fibula repräsentirten Unterschenkelstücke durch Kreuzbänder in Zusammenhang. Diese besitzen an den beiderseitigen Gelenkenden eine breite Anfügestelle, enthalten aber nur wenig Knorpelzellen, indem sie grösstentheils aus straffem Bindegewebe bestehen.

Bei Amphibien existirt sonach eine höhere Differenzirung des Kniegelenkes, indem es zur Bildung einer Gelenkhöhle gekommen ist.

Das zum grossen Theile die Verbindung der Skeletstücke vermittelnde Gewebe kann man einem Rudimente des bei Selachiern beschriebenen Zwischengewebes vergleichen. Es ist reichlicher beim Salamander als beim Frosch vorhanden, welcher letztere auch sonst eine höhere Entwickelung erkennen lässt.

Am Kniegelenke der Reptilien ergeben sich ganz bedeutende Differenzirungen. Lacerta viridis zeigt uns schon ein sehr complicirt gebautes Kniegelenk. Die Fibula ist nicht mehr in solch' hohem Grade am Kniegelenk betheiligt, wie bei Salamandra, dennoch hat sie bedeutendere Beziehungen zum Cond. lat. femoris als das bei den Säugethieren der Fall ist. Die Gelenkhöhle ist in grosser Ausdehnung differenzirt und überall von glatten knorpeligen Flächen begrenzt, mit Ausnahme derjenigen Stellen, an welchen sie an die Kapsel oder die Kreuzbänder stösst. Sie ist durch zwei Menisci in einen proximalen und einen distalen Raum getheilt, und hiermit ist eine auf Rotationsbewegungen abzielende höhere Differenzirung ausgesprochen. Die Menisci stellen sich als halbmondförmige auf dem Durchschnitt keilförmige Scheiben dar, von denen der mediale bedeutend breiter ist als der laterale. Sie bestehen aus Hyalinknorpel.

wie schon von Leydig [1]) angegeben ist, und hängen an ihrer ganzen Peripherie mit dem Kapselbande zusammen. Diese gewebliche Beschaffenheit darf uns nicht wunder nehmen, da die Menisci aus demselben Zwischengewebe hervorgehen, welches sogar bei Amphibien noch Reste einer knorpeligen Textur in sich trägt. Aus dem mittleren Theil dieser Zwischenscheibe sind die Kreuzbänder entstanden, welche einen höheren Grad histiologischer Differenzirung erreicht haben. Sie bestehen nämlich aus einem Gewebe mit stark fibröser Intercellularsubstanz und zahlreichen eingelagerten Knorpelzellen. Die Kreuzbänder hängen an vielen Stellen mit den Menisken zusammen und bekunden dadurch ihren gemeinsamen Ursprung mit letzteren. Es findet sich hier auch eine deutlich fibröse Gelenkkapsel und mehrere äussere accessorische Bänder, von welchen das Lig. access. lat. besonders ausgebildet ist. Man hatte angenommen, dass bei Eidechsen ebensowenig wie bei Amphibien eine der Patella völlig entsprechende Bildung bestehe, dagegen ist bei Eidechsen doch etwas dem ähnliches vorhanden, da nach Leydig (l. c.) eine Verknöcherung in der Strecksehne des M. rectus femoris, eine andere gerade über der Gelenkfläche der Fibula liegt. Es ist also hier in allen Verhältnissen eine höhere Ausbildung der verschiedenen Einrichtungen erreicht.

Die Verhältnisse des Kniegelenkes der Vögel sind in einzelnen Abtheilungen durch verschiedene Anpassungen bedeutend modificirt. Bei der Gans und den Hühnern, welche ich näher untersuchen konnte, ist das Kniegelenk ähnlich dem der Reptilien mit allen Hülfsapparaten ausgestattet. Bei der Gans besteht ein Gelenk zwischen Femur und Fibula, welches mit dem Tibiofemoralgelenk communicirt. Letzteres ist durch zwei, wie bei Lacerta, hyalin-knorpelige nur auf diesen Theil beschränkte, Menisken in ein proximales und ein distales Gelenk getheilt. Die Kreuzbänder sind in der gewöhnlichen Weise vorhanden, nur sind sie, wie überhaupt alle Apparate am Knie der Vögel sehr scharf und präcis ausmodellirt.

Bei Säugethieren bietet das Kniegelenk gleichfalls grosse Variationen in der Ausbildung seiner einzelnen Theile. Ich will hier nur einige Besonderheiten hervorheben, welche ich an den Gelenken einiger Nager bemerkte. Das beim Menschen im Embryonalzustande

---

[1]) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. pag. 63. Leydig erwähnt auch die Verkalkungen der Menisci, die trocken wie Knochen erscheinen.

sehr gross angelegte Lig. menisci lat. fand ich bei diesen Thieren (Ratte, Maus, Kaninchen) bedeutend entwickelt. Bei denselben Thieren fand ich unmittelbar oberhalb der verknöcherten Patella immer noch ein zweites fast ebenso grosses Knorpelstück, welches der inneren Fläche der Sehne des Quadriceps anliegt und frei in die obere Fortsetzung der Gelenkhöhle hereinragt. Diese Knorpelbildung entspricht der Stelle, an welcher die Sehne beim Auf- und Abgleiten auf der vorderen Fläche des Femur starker Reibung ausgesetzt ist. Tillmanns (l. c.) hat an der inneren Fläche der Sehne des Quadriceps einmal beim Menschen Knorpelzellen beobachtet, was ich für den erwachsenen Menschen bestätigen kann, indem ich an mehreren Leichen sogar eine kleine selbständige mehrschichtige Knorpellage daselbst fand, welche nicht mit dem Knorpel der Patella zusammenhing. Dieser Befund gibt uns einen Fingerzeig zur Auffassung der Entwicklung der Patella selbst. Wie wir sahen entsteht dieselbe ursprünglich an der inneren Fläche der Quadricepssehne: wahrscheinlich ist die Patella phylogenetisch ebenso entstanden, indem an der Stelle vermehrter Reibung sich eine Knorpellage ausbildete, welche dann später innigere Beziehungen zur Sehne selbst gewann.

Durch Zunahme der Höhlenbildung im Gelenke im Vergleiche zu dem primären Zustande der Synarthrose oder Gewebscontinuität ist im Kniegelenk der Säugethiere eine höhere Form als bei Amphibien und Reptilien ausgedrückt. Die Kreuzbänder mit den an sie grenzenden Theilen der Menisken sind die einzigen Reste jener Gewebscontinuität, welche ontogenetisch wie phylogenetisch zwischen den betreffenden Skelettheilen bestanden hat.

---

Im Rückblick auf das Mitgetheilte glaube ich für die Gelenkentwicklung zwei Stadien auseinander halten zu dürfen, eines der Anlage und ersten Ausbildung, und eines der Vervollkommnung. In beiden sind die thätigen Factoren anscheinend sehr verschiedene. Das Stadium der ersten Ausbildung rechne ich bis zu jenem Zeitpunkte, da mit dem Eintreten der Muskelaction eine Function des Gelenkes möglich wird. Das Auftreten der Gelenkhöhle, und die erst damit erscheinende Bewegung der Theile an einander drückt jenen Wendepunkt morphologisch aus. Bis zu diesem Momente ist aber die Form der Gelenkflächen und die Gestaltung der Nebenapparate so vollständig entfaltet worden, dass nur die Trennung der Continuität der betreffenden Theile einzutreten braucht, um an die

bleibenden Zustände unmittelbar anzuknüpfen. Es erscheint mir von der grössten Wichtigkeit, dass bis dahin der Einfluss eines Muskelzuges ausgeschlossen ist, da eben im Gelenke noch gar keine Bewegung möglich ist. Deshalb bin ich auch der Angabe von Henke und Reyher, in der diese Autoren ihre Erfahrungen präcisirt haben[1]), dass die Krümmungen der Gelenkflächen »unter dem Einflusse der gleichzeitig in Gang kommenden Bewegung durch die Muskeln« sich bildeten, insofern hierin ein für die Ontogenie allgemein gültiger Satz ausgedrückt sein soll, entgegengetreten. Gerade das wichtigste, die Gestaltung, das charakteristische der Gelenkflächenbildung erfolgt ontogenetisch ohne jene Einwirkung der Muskeln. Dagegen ist für das zweite Stadium, das die Vervollkommnung des Gelenkes in sich schliesst, die Muskelthätigkeit ein sicher berechtigter Factor, dem ja auch sonst, wie wohl zuerst die Untersuchungen von L. Fick genau erwiesen haben, ein bedingender Einfluss auf Skeletgestaltungen zukommt.

Wenn aber für die Annahme der »Modellirung« einer Gelenkfläche durch Druck und Stoss, Ziehen und Pressen, Drängen und Schieben während der Ontogenie eine thatsächliche Begründung nicht zu geben ist, vielmehr für jenes kritische Stadium, in welchem die Gelenkflächen noch zusammenhängen, nur Wachsthumsvorgänge und Differenzirungen der Gewebe nachgewiesen werden können, so wird die Vorstellung, dass diese Erscheinungen ererbte seien, doch einige Berechtigung haben. Ich denke, dass darüber nicht so einfach mit einer ablehnenden Bemerkung hinweggegangen werden darf, jedenfalls so lange nicht bis etwas Begründeteres dafür aufgestellt werden kann. Wir würden uns übrigens jener Annahme einer Vererbung von Einrichtungen auch dann nicht entschlagen können, wenn wir dem Muskelspiel selbst gleich bei der ersten Differenzirung eine Rolle zutheilen wollten, denn jene Action setzt ja doch eine ganz bestimmte Disposition der bezüglichen Organe voraus, die uns wieder auf eine vererbte Anlage zurückleitet. Aber selbst wenn wir noch weiter zurückgehen bleibt uns die Annahme einer Vererbung nöthig. Es ist daher eine grosse Selbsttäuschung, zu glauben, dass mit der Annahme einer ausschliesslichen Wirkung der Muskeln bei der Differenzirung der Gelenke das Spiel gegen das hereditäre Moment gewonnen sei. Indem wir so die Gestaltung der

[1]) Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte der Anat. u. Phys. Berlin 1875. pag. 149.

Gelenke bis zu einem bestimmten Stadium ohne die gleichzeitige Muskelaction entstanden ansehen müssen, werden wir doch der Bedeutung jenes wichtigen mechanischen Factors auch noch dadurch gerecht, indem wir jenen ererbten Zustand als einen ursprünglich durch die Muskelaction erworbenen betrachten. Die auf dem phylogenetischen Wege mittelst der Thätigkeit der Muskulatur allmälig erlangten Ausbildungsgrade des Gelenkes erscheinen ontogenetisch in der Anlage repräsentirt. Solche frühere Stadien der Differenzirung des Kniegelenkes nachzuweisen ist eben ein erster Versuch gemacht.

Zum Schlusse erfülle ich noch die angenehme Pflicht dem Herrn Prof. Gegenbaur für das in liberalster Weise gebotene Untersuchungsmaterial und die gütige Unterstützung während der Untersuchung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Heidelberg, im October 1877.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXI.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

| | | | |
|---|---|---|---|
| *F* | Femur, | *lp* | Ligamentum patellae, |
| *Fb* | Fibula, | *lc* | Ligamentum capsulare, |
| *T* | Tibia, | *ca* | Ligamentum cruciatum anticum, |
| *P* | Patella, | *cp* | Ligamentum cruciatum posticum, |
| *ml* | Meniscus lateralis, | *ch* | chondrogene Schicht, |
| *mm* | Meniscus medialis, | *G* | Gelenkhöhle. |

Fig. 1—4. Schnitt 8, 13, 17, 20 von Embryo 1 (2,0 cm Steissscheitellänge).

Fig. 1. *F* Cond. lat. femoris,
*T* Cond. lat. tibiae,
*Mq* Musculus quadriceps.

Fig. 2. *Fb* unterer tibialer Rand der Fibula,
*Mq* wie bei Fig. 1.

Fig. 3. *Mq* Musculus quadriceps,
*Fi* Fossa intercondyloidea.

Fig. 4. *F* Cond. med. femoris,
*A* Astragalus.

Fig. 5—8. Schnitt 7, 12, 21, 30 von Embryo 2 (3,0 cm Steissscheitellänge).

Fig. 5. *F* Cond. med. femoris,
*T* Cond. med. tibiae.

Fig. 6. *C* Anlage der Kreuzbänder.
Fig. 7. *Tq* Tendo musculi quadricipitis.
Fig. 8. *F* Cond. lat. femoris,
*T* Cond. lat. tibiae,
*Fb* Capitulum fibulae.
Fig. 9—13. Schnitt 11, 19, 26, 31, 40 von Embryo 3 (4,5 cm Steissscheitellänge).
Fig. 9 u. 10. *G* Gelenkhöhle,
*Mq* Musculus quadriceps,
*Tb* Tendo bicipitis.
Fig. 11. *lml* Lig. menisci lateralis, liegt als stärker roth gefärbter runder Querschnitt im Meniscus lateralis, von welchem aus faserige Ausläufer in das Kapselband (*lc*) verlaufen.
*B* Ausbuchtungen der Gelenkhöhle zwischen Femur und Patella.
*TR* Trapezoider Raum, welcher von indifferentem Gewebe erfüllt ist.
Fig. 12. *lml* Querschnitt des Lig. menisci lateralis.
*ca* Lig. cruciatum ant. wo es mit dem Lig. cruciatum posticum zusammenhängt.
Fig. 13. *alc* Ansatzstelle des Lig. cruciatum post. gemeinschaftlich mit dem Lig. menisci post.
*mm* Meniscus med. mit dem Lig. capsulare in Zusammenhang.
Fig. 14. Frontalschnitt des rechten Knies von Embryo 3 im gebeugten Zustande.
*cl* Condylus lateralis,
*cm* Condylus medialis,
*lml* Lig. menisci lateralis. Man sieht die gemeinschaftliche Ansatzstelle desselben mit dem Lig. cruciatum post. (*cp*), ferner sieht man den Zusammenhang zwischen Lig. cruciatum posticum und Meniscus medialis.
*Vm* Musculus vastus medialis (int.).
Fig. 15. Ein kleiner Theil des Randes des Cond. lat. femoris von Embryo 3.
*F* fertiger Knorpel des Condylus,
*jc* junge kleine Knorpelzellen,
*P* perichondrales Gewebe.
Der Schnitt beweist, dass sogar noch bei Embryo 3 der Knorpel durch Apposition von aussen wächst.
Fig. 16. Schnitt durch das Kniegelenk von Salamandra mac. adult.
*T* Tibia,
*F* Femur,
*Z* Zwischenzone,
*K* Knorpelzellen der Zwischenzone,
*j* veränderte Intercellularsubstanz,
*H* Hyalinknorpel,
*Üb* Uebergang von hyaliner in streifige Intercellularsubstanz.

# Das Skelet der Alcyonarien.

Von

**G. v. Koch.**

---

Mit Tafel XXII u. XXIII.

Diese Arbeit zerfällt in drei Theile. Der erste Theil ist zusammengesetzt aus einer Reihe von Untersuchungen an einzelnen Alcyonarien und enthält hauptsächlich die Beschreibung derjenigen anatomischen Verhältnisse, welche den mehr theoretischen Betrachtungen der beiden anderen Theile zu Grunde liegen.

Im zweiten Theil wurde versucht eine möglichst klare Uebersicht über die Skeletbildungen der Actinozoen (d. h. der Cölenteraten mit Ausschluss der Spongien) überhaupt und der Alcyonarien insbesondere zu geben, und wurde dafür folgende Art der Darstellung gewählt: die Schilderung der allgemeinen Verhältnisse ist durch cursiven Druck hervorgehoben und wird nicht durch Specialangaben unterbrochen. Letztere, sowie die nöthigen Hinweise auf die Literatur etc. folgen dann in gewöhnlichem Druck am Ende eines jeden Capitels und ist ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Sätzen der Allgemeinschilderung durch römische Ziffern angedeutet.

Der dritte Theil behandelt kurz die Systematik der Alcyonarien und die Verwandtschaft der Hauptgruppen unter einander. Die Form der Darstellung ist dieselbe wie im ersten Theil.

Hinsichtlich der Nomenclatur ist zu bemerken, dass im ersten Theil die allgemein gebräuchlichen Bezeichnungen Anwendung fanden, während im zweiten und dritten Theil manche neue Definitionen nöthig wurden.

## I. Beschreibung einiger Alcyonarien.

In Folgendem gebe ich die anatomische Beschreibung einiger Alcyonarien aus verschiedenen Gruppen. Die einzelnen Arten sind dabei mehr oder weniger eingehend behandelt, je nachdem es das vorhandene Material erlaubte oder mir die Kenntniss einzelner Verhältnisse in näherer oder entfernterer Beziehung zu meinem eigentlichen Thema, dem Skelet, zu stehen schien. Die Methode der Untersuchung ist dieselbe, welche ich schon in anderen Aufsätzen über Korallen, am ausführlichsten in der kleinen Schrift über Tubipora Hemprichii mitgetheilt habe, weshalb ich wohl hier auf eine nochmalige Beschreibung derselben verzichten kann.

Die Abbildungen sind mit Ausnahme weniger, bei denen sich die betreffenden Angaben in der Tafelerklärung finden, mit der Camera lucida gezeichnet und die Vergrösserung ist immer direct mittels des Objectivmikrometers und eines Maassstabes bestimmt.

Die Literatur stand mir nur sehr ungenügend zu Gebote und muss ich besonders darauf hinweisen, dass mir die Untersuchungen von Verill nicht zur Hand sind, doch glaube ich annehmen zu dürfen, dass dadurch höchstens in speciell systematischer Beziehung meine Arbeit beeinflusst wird, während die allgemeinen Resultate derselben wohl kaum berührt werden.

### 1. Sclerogorgia mexicana. m.[1]

Das mir vorliegende Exemplar dieser Species ist nur ein Theil eines Busches und fehlt demselben daher die Basis. Es besteht aus einem kurzen Stamm mit zwei, wahrscheinlich wagrecht gestellten Aesten, von denen mehrere senkrecht gestellte und nahezu in einer Ebene liegende Zweige abgehen, ohne dass sich dieselben weiter theilen, indem Verzweigungen nur in Form kleiner, rundlicher Höcker angedeutet sind. Die einzelnen Zweige besitzen eine Länge

[1] Ich rechne diese Koralle zu Sclerogorgia Köll., obgleich diese Gattung nach der Beschreibung des Autors eine vollständig verhornte Achse mit verschmolzenen Kalknadeln dazwischen besitzt; den Speciesnamen »mexicana« habe ich deshalb gewählt, weil Herr H. Schilling in Hamburg, von dem ich das untersuchte Exemplar erhielt, mir als Fundort die Küste von Mexico angab. Diese Beschreibung ist nach einem allem Anschein nach sehr gut erhaltenen Spiritusexemplar entworfen, welches auch für die mikroskopische Untersuchung benutzt wurde.

von 40—60 mm. ihre Dicke, welche bis an die abgerundeten Enden sich ziemlich gleich bleibt, 4—6 mm. Die Polypenhöcker sind wenig hervortretende conische Warzen, welche circa 2—3 mm von einander entfernt stehen und über die Zweige ziemlich gleichmässig vertheilt erscheinen. Die Farbe des ganzen Polypars ist lebhaft gelbroth, mit Ausnahme der hellgelb gefärbten Polypenkelche. Der Achsentheil des Polypars besitzt eine schwarzgraue Färbung.

Das Polypar ist, seiner Hauptmasse nach, gebildet aus einer hyalinen Grundsubstanz, welche von netzförmig vereinigten Zellsträngen (»Ernährungsgefässen« Kölliker) durchsetzt ist und aus Kalkkörperchen, welche ziemlich dicht neben einander liegend, durch die ganze Grundsubstanz zerstreut sind. Ausserdem befinden sich im Polypar noch die Höhlen der Polypen und die Verbindungsröhren derselben, die sogenannten Ernährungscanäle.

Die Grundsubstanz ist durch das ganze Polypar von gleichmässiger Beschaffenheit. Sie erscheint vollständig structurlos, durchsichtig und ungefärbt. Durch Tinction mit Carmin erhält sie eine zarte rosa, durch Hämatoxylin eine zart blaue und durch Goldchlorid eine bräunliche Farbe. In Kalilauge löst sie sich beim Erwärmen schnell auf.

Die Zellstränge der Grundsubstanz zeigen eine sehr verschiedene Dicke. Bald erscheinen sie auf Quer- und Längsschnitten als einzelne Zellen oder einfache Zellreihen, bald bieten sie das Bild eines mehr oder weniger grossen, verästelten Zellhaufens. An dickeren Schnitten kann man leicht sehen, dass sie sehr unregelmässig verzweigt und netzförmig untereinander verbunden sind. Bei genauer Betrachtung ihres Verlaufs bemerkt man, dass sie nicht ganz bis zur Oberfläche des Polypars sich erstrecken, sondern in der Regel circa 200 μ von derselben aufhören. Die einzelnen Zellen, welche diese sogenannten Ernährungsgefässe zusammensetzen, besitzen einen dunklen, körnigen Inhalt und erscheinen sehr wenig durchsichtig, weshalb man auch nur in seltenen Fällen einen Kern unterscheiden kann. Ihre Festigkeit ist sehr gering, denn sie zerfallen sehr leicht in kleine Körnchen. Durch die eben angegebenen Färbungsmittel werden sie alle sehr intensiv tingirt.

Die Kalkkörperchen oder Spicula zeigen sowohl in der Gestalt, als auch in Farbe und Structur nach dem Ort ihres Vorkommens bedeutende Verschiedenheiten und lassen sich deshalb in zwei Hauptgruppen theilen: erstens in solche, welche sich im peripherischen

Theil des Polypars, der Rinde und in den Polypen finden und dann zweitens in diejenigen, welche im centralen Theil des Polypars Achsentheil, Scheinachse) vorkommen.

Die Kalkkörperchen der ersten Gruppe sind aus kohlensaurem Kalk und ziemlich viel organischer Substanz zusammengesetzt, welches letztere daraus hervorgeht, dass sie nach dem Entkalken durch Salzsäure ziemlich genau ihre ursprüngliche Form behalten[1]). Die Grundform dieser Spicula ist rundlich, bis walzen- oder spindelförmig, wird durch warzenförmige oder auch mehr verlängerte Fortsätze vielfach verändert und erscheint dann häufig drei-, vier-, oder mehrstrahlig. — Die kleinsten Kalkkörperchen finden sich mit Ausschluss anderer Formen in den Polypen und ausserdem in vorwiegender Anzahl in der äussersten Schicht des Polypars. Sie sind rundlich, drei- oder vierstrahlig, oder von Gestalt einer ganz kurzen Walze mit verdickten und abgerundeten Enden und an verschiedenen Stellen wieder mit secundären rundlichen Höckerchen besetzt. Ihr Durchmesser ist ungefähr 40 μ, ihre Farbe ein lebhaftes Gelb[2]). — An diese kleinen Formen und mit ihnen durch vielfache Uebergänge verbunden schliessen sich grössere meist vierstrahlige Kalkkörperchen mit ähnlichen abgerundeten Fortsätzen an, welche circa 80 μ im Durchmesser haben, dunkler gelb gefärbt sind und ziemlich gleichmässig verbreitet in der ganzen Rinde, in deren äussersten Zone sogar fast ausschliesslich, vorkommen. Einzelne finden sich auch, wie schon Kölliker[3]) bei anderen Arten nachwies, im Achsentheil. — Ausser den beiden beschriebenen im Ganzen mehr rundlichen Formen sind noch schlankere mehr walzen- oder spindelförmige vorhanden, welche in der Regel in der nächsten Umgebung des Achsentheils sich finden. Sie sind entweder wie die vorigen auf dem grössten Theil ihrer Peripherie mit rundlichen Höckern besetzt, oder sie sind grösstentheils glatt und tragen dann nur an einzelnen Stellen gestreckte, meist zackige Auswüchse, wodurch ihre Gestalt

---

[1]) In entkalkten und dann mit Hämatoxylin gefärbten und in Canadabalsam aufbewahrten Schnitten liegen die organischen Reste der Kalkkörperchen in den Lücken der hellbläulichen Zwischensubstanz und erscheinen als braune, stachliche, durch die Einwirkung des Alkohols stark geschrumpfte Gebilde.

[2]) Wegen der Form dieser, sowie auch der weiter aufzuführenden Kalkkörper vergleiche man Taf. XXII Fig. 1, welche auch ungefähr ihre Vertheilung erkennen lässt.

[3]) Kölliker. Icones histologicae. II. Theil 1. Heft. Leipzig 1865. Siehe Taf. XV Fig. 2.

oft eine sehr unregelmässige wird. Ihre Farbe ist meist roth oder gelbroth. Die Maasse sind sehr schwankend, in der Regel beträgt die Länge 150 bis 250 μ[1]).

Sehr abweichend verhalten sich die Kalkkörper des axialen Theiles. Dieselben sind sehr langgestreckt, zum Theil verästelt und besitzen eine ganz glatte Oberfläche. Sie sind wasserhell und stark lichtbrechend, die Achse erscheint auf dem Querschnitt dunkler (s. Fig. 1 u. 3), wohl auch in Form eines kleinen Kreises. In der Zusammensetzung scheinen sie sich von den Kalkkörpern der Rinde durch fast gänzlichen Mangel an organischer Substanz auszuzeichnen, denn sie geben bei Behandlung mit Salzsäure kaum einen nachweisbaren Rückstand. Diese Spicula liegen in der Regel parallel zu der Längsrichtung der Achse und sind von Hornscheiden umgeben, welche die einzelnen mit einander verbinden, ohne dass dieselben jedoch mit einander verschmelzen (s. Fig. 2 u. 3)[2]. Die Hornschicht ist von gelber Farbe, sehr fest und elastisch und löst sich nur sehr schwer in kochender Kalilauge. Mit Carmin behandelt färbt sie sich intensiv roth, mit Hämatoxylin dunkelblau und durch Goldchlorid dunkelbraun. Kocht man ein Stück des Polypars mit dünner Kalilösung, so bleibt der Achsentheil im Zusammenhang übrig und aus diesem kann man dann die Hornscheiden isoliren wenn man denselben mit Salzsäure behandelt und dann vorsichtig zerzupft. Die Hornscheiden behalten dabei ihre Gestalt und zeigen sich vielfach mit einander verschmolzen.

Ueber den Bau der Weichtheile der Polypen habe ich keine genauere Untersuchungen vorgenommen, da dieselben keine auffallenden Verschiedenheiten von verwandten Formen zu bieten scheinen. Ueber die Verbindungsröhren der Polypenhöhlen, die »Ernährungscanäle« ist nur hervorzuheben, dass dieselben parallel der Achse in zwei Zonen verlaufen, von denen die eine an die Grenze des Achsentheils zu der Rinde, die andere in der Rinde ungefähr um ein Drittheil deren Dicke von der Oberfläche entfernt gelegen ist. Die Er-

---

[1]) Es scheint, dass einzelne der eben genannten Kalkkörper theilweise in den Achsentheil aufgenommen werden können, indem sich lange Fortsätze derselben mit einer Hornschicht überkleiden und mit den Achsenspicula in Verbindung treten.

[2]) Am meisten Aehnlichkeit bietet die eben beschriebene Achse in ihrer Structur mit den weichen Gliedern von Melithaea, nur sind dort die Spiculae von anderer Form. Man vergleiche darüber KÖLLIKER Ic. hist. Taf. XVI Fig. 2 und Text sowie nachfolgende Beschreibung und Abbildung. Taf. XXII Fig. 5.

nährungscanäle sind wie immer mit Entodermzellen ausgekleidet und stehen unter einander durch Quercanäle in Verbindung. Die der inneren Zone besitzen eine durchschnittliche Weite von 50 μ, die der äusseren eine durchschnittliche Weite von 80 μ (s. Taf. XXII Fig. 1).

### 2. Mopsea erythraea. Ehrenbg.

Von dieser Art hatte ich nur einige getrocknete Aeste, welche ich der Güte des Herrn Dr. Klunzinger in Berlin verdanke, zur Verfügung. Meine Untersuchungen bestätigen vollkommen die Angaben Kölliker's in den Ic. hist., deshalb will ich nur das Eine hervorheben, dass die harten Glieder sehr deutlich die Zusammensetzung aus Nadeln zeigen. Der an Längsschliffen sehr leicht zu demonstrirende Achsenstrang ist aus ganz lose verbundenen roth gefärbten Kalkkörperchen zusammengesetzt. Die weichen Internodien gleichen ganz denen von Melithaea. Sie bestehen aus cylindrischen, an beiden Enden abgerundeten Nadeln, welche durch eine, sie umhüllende Hornschicht mit einander verbunden sind. An Schnitten durch entkalkte Internodien kann man die nicht verhornte Zwischensubstanz leicht als eine hyaline, sich schnell färbende Masse nachweisen[1].

### 3. Melithaea.

Von dieser Gattung standen mir ebenfalls nur einige getrocknete Zweige, verschiedenen Arten angehörig, zu Gebote und kann ich deshalb über dieselben wenig Neues mittheilen[2]. — Schliffe von harten und weichen Gliedern und in verschiedener Richtung zur Achse gefertigt, zeigen sehr schön die Zusammensetzung der Kalkglieder aus verschmolzenen Nadeln und den directen Zusammenhang der compakten Kalkmasse sowohl mit den Kalkkörpern der Rinde, als auch mit den Nadeln der Internodien (s. Taf. XXII Fig. 4 u. 5). Auch konnte das, schon von Kölliker angegebene Vorkommen solcher Spicula, welche ganz denen der Rinde gleich sind, innerhalb der festen Kalkmasse der Achse bestätigt werden. — Schliffe von Theilen, welche vorher mit Carmin gefärbt waren wie

---

[1] Ich erwähne dies deshalb hier ausdrücklich weil Klunzinger (Korallenthiere des rothen Meeres. Berlin 1877 pag. 58) sagt, dass die Lücken zwischen den hornigen Strängen leer seien.

[2] Ich verweise deshalb auch hier auf Kölliker Icones histol.

die beiden abgebildeten), zeigen die Hornscheiden der Nadeln in den Internodien lebhaft gelbroth, die dazwischen liegende hyaline Substanz carminroth. An einzelnen Stellen waren auch noch Reste des, die Ernährungscanäle auskleidenden Entoderms vorhanden.

### 4. Muricea placomus Ehr.[1]).

Von dieser Koralle erhielt ich einen, wenige Centimeter langen Zweig aus dem Mittelmeer, sehr gut in Alkohol conservirt. Derselbe besitzt eine Dicke von 1,5—2 mm und ist unverästelt. Die Achse sieht braunschwarz aus, mit weisslichem Centrum, die dünne stachlige Rinde weisslich. Die ziemlich dicht stehenden Polypen sind meist vollständig eingezogen und erscheinen daher als rundliche, stachlige Höcker von etwas über 1 mm Dicke und 1 mm Höhe. Einzelne von ihnen sind noch halb ausgestreckt und bei diesen sieht man auf dem eben beschriebenen Höcker noch ein kleines Knöpfchen, welches die Tentakel enthält[2]).

Die Achse ist unverkalkt, hornig, und der von Gorgonia verrucosa[3]) sehr ähnlich gebaut. Sie erscheint aus dichten hornigen, auf dünnen Schnitten und bei durchfallendem Licht gelben Lamellen zusammengesetzt, welche Maschen zwischen sich lassen, die von einem spongiösen Gewebe ausgefüllt sind (vergl. Taf. XXIII Fig. 1 u. 2). Nach dem Centrum der Achse hin und nach der Spitze zu werden diese Lamellen immer dünner und die Lücken grösser, so dass der ganze centrale Theil der Achse nur noch von spongiöser Substanz erfüllt ist (»Markstrang« Kölliker). — Die Achsensubstanz wird in der Regel weder durch Hämatoxylin, noch durch Carminlösung gefärbt, nur an der Spitze, wo dieselbe noch sehr dünn und weich ist, lässt sie sich tingiren.

Zwischen der Achse und der Bindesubstanz des Polypars[4])

---

[1]) Paramuricea placomus Köll. (Icon. hist.) vielleicht var. a. oder auch eine neue Art?

[2]) Man vergleiche die genauere Beschreibung der Polypen weiter unten und Fig. 4 auf Taf. XXIII.

[3]) Man vergleiche meinen Aufsatz über Gorg. verrucosa im vorigen Heft dieser Zeitschrift, welcher auch eine Reihe von Citaten über die Achsen der Korallen überhaupt enthält.

[4]) Man könnte den Theil der »Bindesubstanz«, welcher nach innen von den Ernährungscanälen liegt, in Uebereinstimmung mit den Pennatuliden als Achsenscheiden Kölliker) bezeichnen. Doch sind dieselben hier viel schwerer

liegt ein Cylinderepithel (»Achsenepithel« m.)[1], welches aus einer einfachen Schicht, circa 10—15 μ hohen und circa 5 μ breiten Zellen zusammengesetzt ist. Nur an der Spitze scheint es mehrschichtig zu sein, doch konnte ich dies, wegen Mangels an Material nicht mit der nöthigen Sicherheit nachweisen. Die einzelnen Zellen des Achsenepithels sind granulirt, trübe und durch hellere Säume von einander getrennt und erscheinen je nach der Behandlung sehr verschieden. Betrachtet man einen entkalkten Schnitt einfach in Wasser so erscheinen die Achsenepithelzellen rundlich oder elliptisch. Tingirt und in Canadabalsam aufbewahrt nehmen sie dagegen eine gestrecktere und meist rechteckige Gestalt an. Ihre Höhe ist ausserdem sehr veränderlich, je nachdem der Schnitt näher an der Spitze genommen wurde, wo sie viel beträchtlicher ist, oder nachdem er von einem näher der Basis des Zweiges liegenden Theil entstammt. Ein Zellkern ist nicht immer zu sehen, in vielen Fällen dagegen, und zwar sowohl bei Hämatoxylinfärbung, als auch nach Einwirkung von Goldchlorür erscheint er sehr deutlich. Seine Gestalt ist kuglig, der Durchmesser beträgt circa 4 μ[1]. Nach aussen von dem Achsenepithel liegt das Cönenchym, welches seiner Hauptmasse nach aus hyaliner Zwischensubstanz besteht. Nur spärlich und in den meisten Fällen auch nur in der Nähe der Oberfläche liegen in derselben Zellen (»Bindegewebszellen«), welche manchmal zu soliden Strängen (»Ernährungsgefässe« Köll.) vereinigt sind. Die hyaline Substanz ist im natürlichen Zustand farblos, mit Carmin- oder Hämatoxylinlösung behandelt färbt sie sich schwach und ziemlich gleichmässig, nur am innern Rande, wo sie das Achsenepithel trägt, ist die Färbung intensiver (s. Abb.). — Die Bindegewebszellen sind theils rundlich, theils mit Fortsätzen versehen, färben sich etwas dunkler als die Zwischensubstanz und haben einen runden Kern von circa 4 μ der durch die Tinction oft sehr deutlich hervortritt.

An verschiedenen Schnitten und Schliffen war zu bemerken, dass die Bindegewebszellen in sehr naher Beziehung zu dem Ectoderm

gegen das übrige Cönenchym abzugrenzen wie bei jenen. (Man vergl. d. folgenden Beschreibungen von Pennatula etc.)

[1] Hier ist zu bemerken, dass das Achsenepithel nur an den Stellen deutlich sichtbar ist, an welchen sich das Cönenchym etwas von der Achse abgehoben hat. An den Orten, wo beide fest auf einander liegen, ist es meistens so zusammengedrückt, dass man nur selten die einzelnen Zellen unterscheiden kann, in der Regel aber dasselbe nur als ein schmales, dunkles Band erblickt.

stehen, indem sie nämlich an einigen Stellen durch Fortsätze mit den Ectodermzellen in Verbindung treten, oder indem einzelne der letzteren ziemlich tief in die Zwischensubstanz hereindringen (siehe Taf. XXIII Fig. 5). Dieses Verhalten lässt mich vermuthen, dass die Bindegewebszellen vielleicht zum Theil vom Ectoderm sich ableiten lassen und aus diesem durch Einwanderung einzelner Zellen in die Zwischensubstanz entstehen.

Ausser den Zellen finden sich in der hyalinen Zwischensubstanz noch Kalkkörperchen. Dieselben sind verschieden gestaltet[1] und stets mit Stacheln besetzt. In der Regel besitzen sie einen grösseren Strahl, welcher nur von einer dünneren Schicht Bindesubstanz und dem Ectoderm überzogen über die Aussenfläche hervorragt, und aus mehreren, meistens drei, kürzeren und abgerundeten Strahlen, welche parallel der Oberfläche des Polypars und zwischen dieser und den Cönenchymröhren (Ernährungscanälen) gelagert sind. Nach innen von den Ernährungscanälen, d. h. zwischen diesen und der Achse kommen nur sehr selten Kalkkörper vor.

Die Ernährungscanäle sind verhältnissmässig weit, verlaufen in der Richtung der Achse und sind vielfach durch querlaufende Anastomosen miteinander verbunden. Die Entodermzellen, von denen sie ausgekleidet werden, sind abgerundete Cylinder, circa 16 μ hoch und 10 μ breit. Ihre Kerne sind kuglig, färben sich ziemlich stark und haben 4—6 μ Durchmesser.

Die Polypen, von denen ich hier nur die Leibeswand etwas genauer berücksichtigen will, zeigen eine eigenthümliche Anordnung der Kalkkörper. — Denkt man sich einen solchen Polypen vollkommen ausgestreckt, so sieht man um den Mund herum die gefiederten, weichen Tentakel stehen und dicht hinter diesen eine, etwas mehr als ein Drittel der ganzen Länge des Polypen einnehmende Zone, welche platte, an beiden Enden zugespitzte, der Hauptachse des Polypen gleich gerichtete Kalknadeln enthält. Auf diese Zone folgt eine etwas schmälere, welche der Spicula vollkommen entbehrt und darauf dann der Polypenkelch, d. h. der festere basale Theil des Polypen. Der letztere ist mit grossen Kalkkörpern bewehrt, welche denen des Cönenchyms ähnlich gebildet sind und mit ihrem langen zugespitzten Strahl nach aussen hervorragen. — Zieht sich der Polyp zurück, so werden die Tentakel erst in die vordere, mit kleinen

[1] Man vergleiche darüber Kölliker's: Icones histiologicae, in welchem Werke die Spicula dieser und vieler anderen Formen eingehend beschrieben sind.

Stacheln bewehrte Zone zurückgezogen, dann stülpt sich die zweite, weiche Zone nach innen um und bringt so die erste in die Höhlung des Kelchs. Indem der letztere dann sich contrahirt, werden die Stacheln an seiner Oberfläche nach der Mitte zu gewendet und bilden dann einen sichern Schutz für den eingestülpten Theil. (Man vergleiche Taf. XXIII Fig. 4, wo die Hälfte eines solchen eingestülpten Polypen dargestellt ist.)

### 5. Isis elongata Esp.

Von dieser Art habe ich vor Kurzem in diesem Jahrbuch eine ziemlich genaue Beschreibung gegeben [1]). Doch hatte ich damals das Achsenepithel ganz übersehen und will deshalb hier die Beschreibung desselben nachtragen.

Das Achsenepithel von Isis elongata kleidet gleichmässig die ganze Innenseite der Bindesubstanzmasse des Cönenchyms aus und überzieht sowohl die hornigen als auch die verkalkten Abschnitte des Achsenskelets. An Alkoholpräparaten ist es schwer nachzuweisen, da es durch die Zusammenziehung der Bindesubstanz so fest an die Achse angedrückt wird, dass es nur noch einen kaum merkbaren Streifen darstellt, an dem die einzelnen Zellen auch mit den stärksten Vergrösserungen nicht von einander zu unterscheiden sind. Am leichtesten bekommt man es noch zu sehen an Schnitten durch hornige Internodien dieser Zweige, welche in Wasser aufgeweicht sind und zwar an denjenigen Stellen, an welchen sich die Bindesubstanz mit dem Achsenepithel etwas von der Achse abgehoben hat (siehe Taf. XXIII Fig. 11). Dort erscheinen die einzelnen Zellen rundlich oder cubisch, von circa 7 μ Durchmesser und zeigen ziemlich scharfe Contouren und manchmal auch einen deutlichen Kern. Für die Kalkglieder konnte das Achsenepithel nur an den Zweigspitzen mit aller Schärfe nachgewiesen werden. Es wird dort gebildet von dicht gedrängten, am freien Ende abgerundeten Zellen (circa 15 μ hoch und 8 μ breit), welche sich in Hämatoxylin sehr stark färben und einen Kern nur sehr schwer erkennen lassen (Taf. XXIII Fig. 12). An Schnitten durch ältere Kalkglieder ist das Achsenepithel zwar in der Regel noch ziemlich leicht aufzufinden, aber es war mir unmöglich die einzelnen Zellen zu unterscheiden.

---

[1]) Bd. IV Heft I. Anatomie von Isis Neapolitana m. Mit einem Nachtrag von synonymischen Bemerkungen.

Ausser der Beschreibung des Achsenepithels habe ich hier noch die Beobachtung mitzutheilen, dass das Cönenchym von Isis, ganz ähnlich wie ich es nachher bei Primnoa beschreibe, auf Hornfäden von Selachier-Eiern, die sich um einen Busch geschlungen, sich ausbreitet, dieselben überwächst und auf diesem fremden Skelet neue Polypen treibt.

### 6. Primnoa verticillaris. Esp.

Primnoa verticillaris wurde schon von Esper ziemlich genau beschrieben und ihre äussere Gestalt ist ausserdem durch spätere Darstellungen so bekannt, dass ich wohl von einer neuen Schilderung derselben absehen kann und blos die Anatomie zu berücksichtigen brauche. Für letztere standen mir gut erhaltene Spiritusexemplare aus dem Golf von Neapel zu Gebote, welche ich der Güte des Herrn Dr. A. Dohrn (Stazione zoologica) verdanke.

Ich werde bei Primnoa wie bei Muricea nach einander den feineren Bau der Achse, des Achsenepithels, des Cönenchyms und der Polypenwand schildern.

Die Achse besteht aus verkalkter Hornsubstanz und ist hart und spröde. Auf Querschliffen erscheint sie gelblich weiss und von ziemlich gleichmässiger Structur. Nur das Centrum macht den Eindruck als sei es aus groben Körnern zusammengesetzt und der peripherische Theil zeigt abwechselnd zarte und dann wieder etwas breitere dunkle Streifen, welche im Allgemeinen concentrisch verlaufen, dabei aber wellenförmig gebogen sind. Ausser diesen durch die normale Structur der Achse begründeten Zeichnungen bemerkt man noch zahlreiche aber nicht gleichmässig vorkommende, gerade oder geschlängelte Fäden oder Röhrchen und, mit diesen in Verbindung stehend eigenthümliche ellipsoide Körperchen, welche weiter unten genauer beschrieben werden sollen. — Längsschliffe zeigen den centralen Theil als einen gegen den übrigen Theil der Achse etwas undurchsichtigen Streifen, die oben angeführten Wellenlinien erscheinen hier als zarte Längsstreifen, zwischen denen noch eine zarte Radialstreifung deutlich ist, welche an Querschliffen nicht so deutlich hervortritt. Diese radiale Streifung scheint der Ausdruck einer krystallinischen Anordnung der Kalktheile zu sein. — Von entkalkten Achsen gewonnene Schnitte zeigen dasselbe wie die Schliffe, nur wird hier die concentrische Streifung etwas verändert und die radialen feinen Linien verschwinden ganz. Durch Goldchlorür, Hämatoxylin

und Carminlösung wird die Achsensubstanz sehr stark gefärbt und dieselbe zeigt keine Lücken, ausser den Höhlungen, welche von den ellipsoiden Körperchen ausgefüllt waren.

Die oben beiläufig berührten elliptischen Körper nebst den Röhrchen hat schon KÖLLIKER bemerkt[1]) und die letztern als Pilzfäden beschrieben, während er die Zugehörigkeit der ersteren unentschieden lässt. Ich kann trotz genauer Untersuchung dieser Körper auch keinen genügenden Aufschluss über ihre Bedeutung geben und muss mich deshalb hier auf eine möglichst genaue Beschreibung derselben beschränken: Sie erscheinen auf ganz dünnen Schliffen als deutlich contourirte Ellipsoide von körniger Structur, welche von einem Canal durchbohrt sind, der sich in ein oder mehrere der Röhrchen (Pilzfäden) fortsetzt, letztere münden, wie sich an einigen Schnitten genau nachweisen liess, auf der Oberfläche der Achse aus. An einzelnen Stellen der Schliffe werden die Ellipsoide durch zufälliges Zerbrechen der Achse isolirt und lassen sich dann genau betrachten und messen. Ihr Längsdurchmesser beträgt 18—30 μ, ihr Querdurchmesser 15—22 μ (s. Taf. XXIII Fig. 10). — In entkalkten Schnitten sind dieselben verschwunden und an ihre Stelle sind Lücken getreten, in denen man nur bei ganz vorsichtiger Behandlung und bei Hämatoxylinfärbung zarte Fetzen von blau gefärbter organischer Substanz nachweisen kann. — Durch Kochen der Achse mit Kalilauge war es unmöglich die Ellipsoide zu isoliren, da die Achse nach dieser Operation vollkommen im Zusammenhang blieb. Wohl aber gelang es mir, aus so behandelten Achsen, nach ganz kurzer Behandlung mit verdünnter Salzsäure, durch Zerdrücken, diese, allerdings durch die Säure etwas veränderten Körper zu isoliren; dieselben zeigten dann eine streifige krystallinische Structur. Bei längerem Liegen in Salzsäure lösten sie sich unter Entwicklung von Blasen ganz auf. — Aus den angegebenen Beobachtungen geht hervor, dass die »ellipsoi-

---

[1]) KÖLLIKER, Icon. hist. pag. 158 schreibt: »Achsen von Primnoa verticillaris von 0,72—1,0 mm Durchmesser zeigten wesentlich dasselbe (wie P. flabellum, nur waren die Trennungslinien der Lamellen zarter und enthielten dieselben zarte Fadenpilze und mehr gegen die Mitte zu viele mit Luft gefüllte kleine Hohlräume bis zu 0,018 mm Grösse, von denen ich nicht weiss ob sie zu den Pilzen gehören oder natürliche Lücken in den Lamellen darstellen«. — Ganz ähnliche Bilder habe ich bekommen, wenn die Schliffe ohne weitere Vorsichtsmassregeln von trockenen Aesten gefertigt wurden. Es waren dann die ellipsoiden Körperchen einfach herausgefallen. Die Uebereinstimmung der letzteren mit den von KÖLLIKER gesehenen »Lücken« ergibt sich ausserdem aus der Uebereinstimmung der gegebenen Maasse.

den Körper« aus kohlensaurem Kalk (wenigstens der Hauptmasse nach) und nur sehr wenig organischer Substanz zusammengesetzt sind und in naher Beziehung zu den »Pilzfäden« stehen. —

Das Achsenepithel ist bei Primnoa viel schwerer nachzuweisen als bei Muricea[1]). An Schnitten durch entkalkte dünne Zweige, welche mit Goldchlorür behandelt wurden, ist es als ein dunkelbrauner Streif an der Innenseite der hell rothvioletten Bindesubstanz sehr leicht zu unterscheiden, derselbe gleicht ganz der gleichgefärbten, die Ernährungscanäle auskleidenden Entodermschicht. Jedoch sind an solchen Präparaten nur sehr schwer, und dann immer nur an einzelnen Stellen Zellgrenzen und noch seltener Zellkerne wahrzunehmen. Deutlichere Bilder ergaben dünne Schnitte durch die Achsenspitze, welche mit Hämatoxylin gefärbt waren. An solchen lässt sich das Achsenepithel als eine einfache Zellschicht erkennen, deren einzelne Zellen ziemlich genau cubisch (8—10 μ Durchmesser) und mit einem runden circa 4 μ Durchmesser dunkel gefärbten Kern versehen sind. — Auf Quer- und Längs-Schliffen und -Schnitten durch dickere Aeste ist das Achsenepithel nur als ein schmaler, durch Tinctionsmittel sich intensiv färbender Saum wahrzunehmen. An gefärbten Tangentialschnitten und -Schliffen dagegen erscheint es sehr schön und deutlich aus scharf begrenzten polyedrischen Platten von circa 20 μ Durchmesser zusammengesetzt, welche zart granulirt sind und ganz den älteren Achsenepithelzellen von Gorgonia (s. dort) gleichen.

Das Cönenchym ist nicht viel von dem der Muricea placomus verschieden. Ebenso wie dort ist die Zwischensubstanz nur an ihrem peripherischen Theil von Bindegewebszellen durchsetzt und diese scheinen mir auch hier, wenngleich ich dies nicht mit der nöthigen Sicherheit constatiren konnte, mit Ectodermzellen in Zusammenhang zu stehen. Die weiten, der Länge nach verlaufenden Ernährungscanäle sind ebenfalls ganz wie bei Muricea gebaut, doch verlaufen zwischen ihnen und mehr der Achse genähert noch kleinere ebenfalls mit Entoderm ausgekleidete Röhren, welche bei Muricea zu feh-

[1]) Und doch scheint es von Kölliker schon gesehen, wenn auch nicht als Epithel erkannt worden zu sein. Icon. hist. pag. 158 bei Beschreibung der Achse von P. flabellum: »Braune Lagen fehlten mit Ausnahme einer dünnen oberflächlichen Lamelle ganz, von der ich nicht weiss ob sie verkalkt ist.« — Ich halte diese Lamelle für das Achsenepithel, welches an dünnen Schliffen auch von getrockneten Exemplaren als ein ganz dünner brauner Streif, der die Achse gegen das Cönenchym begrenzt, sichtbar ist.

len scheinen. Die Kalkkörperchen des Cönenchyms besitzen eine sehr eigenthümliche Form[1]). Sie stellen nahezu ovale Platten oder Schuppen dar, welche nach aussen mit dünnen, zugespitzten Fortsätzen besetzt sind. Auf Schliffen zeigen sie eine strahlige krystallinische Structur, wobei die Strahlen in der Richtung der Fortsätze liegen.

Die Polypen bestehen aus einem verhältnissmässig langen, frei über das Cönenchym hervorragenden Kelch und einem kürzeren einstülpbaren Theil (s. Taf. XXIII Fig. 9). Die Wand des Kelches enthält Kalkschuppen, welche an der dem Zweig abgekehrten Seite viel gedrängter stehen und viel grösser und stärker sind als an der ihm zugekehrten Seite. Am freien Rand des Kelches stehen neben mehreren kleinen Nadeln acht grosse ungefähr 0,5 mm lange keulenförmige, mit Stacheln besetzte Kalkkörper, welche mit ihrer Spitze über die Mündung des Kelches hervorragen. Der einstülpbare Theil der Polypen ist ganz weich und besitzt nur in der Aussenwand der Tentakeln regelmässig angeordnete kleine, an beiden Enden abgerundete Nadeln von circa 30 μ Länge.

An einem der untersuchten Aeste von Primnoa verticillaris war ein Selachier-Ei mit seinen hornartigen Fäden befestigt und ich bemerkte, dass das Cönenchym nicht nur die, dem Polypar direct aufliegenden Theile des Eifadens überwuchert hatte, sondern auch an den freihängenden Theilen desselben fortgewachsen war und dieselben nicht nur ganz als Achse benutzte, sondern auf demselben sogar neue Polypen getrieben hatte. — Durchschnitte durch den vom Cönenchym überzogenen Eifaden gaben ganz dasselbe Bild wie solche von einem dünnen Zweige (s. Taf. XXIII Fig. 6), nur nahm die Stelle der Achse hier der Eifaden ein. Das dem letzteren aufliegende Ectoderm war abgeflacht worden und zeigte keine Kerne mehr, dagegen erschien es auf Tangentialschnitten dem Achsenepithel dickerer Zweige (s. oben) überaus ähnlich (Taf. XXIII Fig. 7). — Ob ein solches auf einem fremden Gegenstand aufliegendes Achsenepithel durch nachträgliche Ausscheidung von Horn- oder Kalksubstanz noch ein eigenes Skelet bilden kann (analog dem bei Gephyra beobachteten) konnte ich nicht nachweisen, doch ist mir dieser Fall sehr wahrscheinlich.

---

[1] Sie sind genau beschrieben und abgebildet von Kölliker. Icon. hist. pag. 135. Taf. XVII Fig. 12.

## 7. Pennatula rubra. Ellis.

Bei dieser Koralle, wie auch bei den übrigen Pennatuliden, wurde die Untersuchung nur auf das Skelet (Achse, Achsenepithel und Achsenscheide) beschränkt. Im Allgemeinen kam ich dabei zu denselben Resultaten wie KÖLLIKER[1], nur konnten die Verhältnisse des Achsenepithels genauer ermittelt werden, ich will deshalb dieselben im Folgenden etwas eingehender darstellen[2].

Am bedeutendsten entwickelt und daher am leichtesten nachzuweisen ist das Achsenepithel an der Spitze der Achse. Fertigt man von dieser Stelle Querschnitte und färbt dieselben mit Hämatoxylin, so erscheint die Achsensubstanz ganz hell bläulich, von faserig körniger Structur und ohne concentrische Schichtung. Die Ach-

---

[1] KÖLLIKER. Anatomisch systematische Beschreibung der Alcyonarien. Erste Abtheilung: die Pennatuliden. Abhandlungen der SENCKENBERG'schen Gesellschaft in Frankfurt. Bd. VII. 1869—72.

[2] KÖLLIKER. Pennatuliden: verweist bei Beschreibung der Achse von Pennatula auf Pteroeides. Dort (pag. 151) steht: »In Betreff der Entwicklung der Kalkachse von Pteroeides wird es schwer sein, ohne Verfolgung derselben während ihrer Bildung etwas Bestimmtes auszusagen, doch scheint mir aus dem Umstande, dass die Scheide der Achse innen überall eine Zellenlage trägt, sowie aus dem Vorkommen der radiären Fasern an der Innenfläche der Scheide hervorzugehen, dass die Fasermasse der Achse wahrscheinlich eine von dieser Zellenlage abgeschiedene Zwischensubstanz ist, während die radiären Fasern der Achse von der Scheide selbst in sie gelangen.« — Die nähere Beschreibung der erwähnten Zellenlage findet sich dann pag. 150 mit folgenden Worten: »Zwischen diesen radiären Fasern und sie theilweise bedeckend findet man an gut erhaltenen Stellen der Scheide der Achse eine dunkle körnige Lage, deren wahre Natur an Spirituspräparaten kaum sicher zu ermitteln ist. Diese Lage löst sich ziemlich leicht ab und zerfällt dann in gleichmässig grosse zellenartige, runde Stücke, an denen wohl neben den dunklen Körnern eine Zwischensubstanz aber kein Kern zu erkennen ist. Nichtsdesto weniger glaube ich diese Gebilde für Zellen halten zu dürfen, welche die Scheide der Achse innen überziehen. Die radiären Fasern scheinen in der Regel mit ihren verbreiterten Endflächen frei zwischen diesen Zellen zu stehen, doch sind an sich auch Stellen wo die Zellen eine ganz zusammenhängende Lage bilden, so dass möglicherweise in dieser Beziehung verschiedene Verhältnisse vorkommen. — Die Körner der ebenbesprochenen Schicht erinnern auf den ersten Blick an Kalkconcretionen, doch sind sie keine solchen, wenigstens lösen sie sich nicht in Essigsäure und scheinen eher fetthaltig zu sein.« — Bestimmter sind die Zellen des Achsenepithels geschildert bei Virgularia pag. 528: Es heisst dort: »Die Scheide der Achse hat auch hier Ernährungsgefässe, radiäre, weiche Fasern an ihrer Oberfläche und zwischen denselben eine sehr deutliche epithelartige Zellschicht.« Abgebildet hat KÖLLIKER diese Zellen nirgends.

senscheide wird hell violettblau gefärbt und die in ihr liegenden Zellen dunkelblau, mit noch dunkleren Kernen. Das, auf der Innenseite der Achsenscheide aufsitzende und häufig mehr oder weniger von der Achse losgelöste Achsenepithel besteht aus einer Lage von cylindrischen, blau gefärbten Zellen mit dunklem Kern, welche ganz dicht neben einanderstehen und ungefähr eine Höhe von 10 μ und eine ungefähr $^1/_3$ so grosse Breite besitzen. Von radialen Fasern ist hier keine Spur zu bemerken (S. Taf. XXII Fig. 6).

Viel schwieriger dagegen ist das Achsenepithel an den dickeren Stellen der Achse zu demonstriren. An entkalkten und dann mit Goldlösung oder Hämatoxylin gefärbten Schnitten ist es als dunkler Saum von circa 2 μ Breite, an der inneren Seite der helleren Scheide, zwar meist leicht zu erkennen, besonders an solchen Stellen, wo es etwas von der Achse abgehoben ist. Doch sieht man an Goldpräparaten bei ziemlich undeutlichen Zellgrenzen nie die Kerne und umgekehrt an mit Hämatoxylin behandelten Schnitten hier und da einen dunkleren Kern aber niemals Zellgrenzen. — Sehr schön lässt sich aber das Achsenepithel auf Schliffen nachweisen, welche vor dem Verharzen mit starker Carminlösung tingirt waren. Es erscheint dort in der Regel als ein rother der Achsenscheide dicht aufliegender Saum von 1—2 μ Dicke, in dem man einzelne dunkelrothe Kerne bemerkt. An denjenigen Stellen wo sich die Achsenscheide mit dem Achsenepithel etwas von der Achse abgehoben hat kann man dagegen sehr deutlich die einzelnen helleren Zellen mit ihren dunkelrothen Kernen unterscheiden und dort beträgt ihre Höhe circa 3 μ. An solchen Stellen habe ich auch ähnliche Vorsprünge der Bindesubstanz der Achsenscheide, wie sie Kölliker für Pteroeides Lacazei beschreibt und abbildet[1]). Doch sah ich sie nie in so grosser Anzahl neben einander und ihre Enden waren immer glatt und scharf gerandet.

### 8. Halisceptrum Gustavianum. Herkl.

Bei dieser Art ist das Achsenepithel überall ohne grosse Schwierigkeit als eine einfache Zellschicht zu erkennen, es bedarf deshalb keiner besonderen Beschreibung. Dagegen finden sich hier in sehr grosser Zahl radiale Fasern, welche von der Bindesubstanz der Achsenscheide in die Achse gehen, welches Verhalten sich hier mit gröss-

[1]) Kölliker. Pennatuliden. pag. 149. Taf. II Fig. 11 *c*.

ter Schärfe constatiren lässt (s. Taf. XXII Fig. 10 u. 11). Den feineren Bau der Achse finde ich ganz so wie ihn KÖLLIKER [1]) beschreibt.

### 9. Kophobelemnon Leuckartii Köll.

Um auch für einen Vertreter der Veritillidae das Achsenepithel nachweisen zu können, habe ich Kophobelemnon Leuckartii [2]) untersucht, welches ich in Neapel in sehr gut erhaltenen Exemplaren gesammelt hatte. Diese Art zeigt auf Schnitten durch die Achsenspitze, welche mit Hämatoxylin tingirt wurden, das Achsenepithel in grösster Deutlichkeit. Die Zellen erscheinen hell mit deutlichen Contouren und tief blauen Kernen (s. Taf. XXII Fig. 9).

## II. Das Skelet der Alcyonarien [3]).

In diesem Capitel versuche ich die Skeletbildungen der Alcyonarien von einheitlichem Standpunkt aus darzustellen und dabei müssen auch kurz die Verhältnisse, welche wir bei den Actinozoen im Allgemeinen vorfinden, berücksichtigt werden. Die Spongien wurden deshalb ausgeschlossen weil dort, trotz der ziemlich genauen Kenntniss der Harttheile an und für sich, die Beziehungen derselben zu den Epithelien und der, von diesen ausgeschiedenen Zwischensubstanz, noch wenig klar ist.

Nach seinem Inhalt zerfällt dieser Theil in 3 Abschnitte. Im ersten sind die Verhältnisse des Skeletes im Allgemeinen behandelt, im zweiten und dritten ist eine etwas ausführliche Schilderung des Meso- und Ectoskelets der Alcyonarien gegeben.

*Das Skelet* [4]) *der Actinozoen umfasst diejenigen Bestandtheile*

---

[1]) ibid. pag. 511. Fig. 97—99.

[2]) KÖLLIKER sagt von der Achse des Kophobelemnon nur, dass sie dem Typus von Funiculina und Pavonaria folge, erwähnt aber bei keiner der drei Gattungen das Achsenepithel.

[3]) Diese Gruppe ist = Alcyonaria Milne Edwards, Dana, Verill = Zoophytharia Gray = Octactinia Ehrenberg = Octocoralla Haeckel.

[4]) Ich brauche hier das Wort Skelet in ganz bestimmtem Sinn, ohne Beziehung auf physiologische Verhältnisse, und habe es deshalb gewählt, weil die Bezeichnungen: Stützmembran, Stützsubstanz, Bindesubstanz, Bindegewebe, Zwischensubstanz etc. theilweise nur sehr unbestimmt definirt sind, theilweise auch Anderes bezeichnen, als ich hier beabsichtige.

*des Körpers, welche weder aus Zellen, noch aus Zelltheilen zusammengesetzt sind, sondern ausschliesslich durch Ausscheidung von Zellen gebildet werden. Treten im Skelet Zellen oder aus Zellen direct hervorgegangene Gebilde auf, so stehen dieselben mit ihm entweder blos in äusserlicher Beziehung (I), oder sie dienen wohl dazu, die zur Erhaltung, Vergrösserung und Umwandlung des Skeletes nöthigen Materialien herbeizuschaffen und die unbrauchbar gewordenen Stoffe desselben abzuführen (II).*

*Da das Skelet stets von Zellen ausgeschieden wird, so muss es immer einer Zellschicht aufliegen oder zwischen zwei Zellschichten eingeschlossen sein. — Bei den Actinozoen sind nun zwei Zellschichten, die allerdings wieder aus mehren Lagen zusammengesetzt sein können, zu unterscheiden, das Entoderm und das Ectoderm. Das Skelet könnte also ausgeschieden sein:*

1. *auf der freien (inneren) Seite des Entoderm,*
2. *innerhalb des Entoderm, im Falle dasselbe aus mehreren Lagen von Zellen zusammengesetzt ist,*
3. *zwischen Entoderm und Ectoderm,*
4. *innerhalb der einzelnen Zelllagen des Ectoderm,*
5. *auf der freien (äusseren) Seite des Ectoderm (III).*

*In den beiden ersten Fällen ist das Skelet ein Product der Zellen des Entoderm und nenne ich es deshalb Entosceleton. Im 3. Fall kann es ausgeschieden sein:*

*a. allein von den Entodermzellen,*
*b. von Entoderm und Ectoderm gemeinschaftlich,*
*c. vom Ectoderm allein.*

*So wichtig die genaue Unterscheidung dieser 3 Modalitäten der Entstehung des zwischen Entoderm und Ectoderm gelegenen Skeletes in morphologischer Hinsicht sein würde, so ist es doch bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft unmöglich sie consequent durchzuführen und deshalb fasse ich alle hierher gehörenden Skeletbildungen unter dem gemeinsamen Namen Mesosceleton zusammen. Fall 4 und 5 umfasst blos Ausscheidungen des Ectoderms, welche ich als Ectosceleton bezeichne.*

*Bei den Alcyonarien kommt, so viel ich nachgewiesen, nur Mesoskelet und Ectoskelet, von letzterem nur das äussere (No. 5) vor.*

*Die chemisch-physikalische Beschaffenheit des Skeletes ist verschieden. Im einfachsten Fall besteht dasselbe aus einer hyalinen, homogenen Substanz, welche sich leicht tingiren lässt, zwar ziemlich weich, aber dabei doch elastisch ist und von Kalilösung schnell auf-*

*gelöst wird. Diese hyaline Substanz kann sich in verschiedener Weise verändern. Erstens können in derselben dichtere Stellen in Gestalt zarter Fäden oder Streifen auftreten, ohne dass dabei das Verhältniss zu chemischen Reagentien erheblich geändert wird (fibrilläre Substanz). Dann können einzelne Partien oder das ganze Skelet sich in eine festere hornähnliche Masse umwandeln, welche sich schwer in Kali löst, meist eine gelbliche Farbe besitzt und theilweise der Tinction widersteht (Hornsubstanz; IV). Eine andere Art von Veränderung erfährt die hyaline Substanz durch die Ablagerung mineralischer Bestandtheile (vorwiegend kohlensaurer Kalk) in derselben. Diese Einlagerung kann entweder gleichmässig in der ganzen hyalinen Substanz oder in grösseren Partien derselben stattfinden und es entstehen dann zusammenhängende harte Massen (Kalksubstanz) oder sie kann sich auf kleinere Bezirke beschränken und es entstehen dann unzusammenhängende, verschieden, aber oft sehr regelmässig gestaltete Kalkkörper (Spicula), welche allerdings secundär mit einander verschmelzen können (V). Manchmal tritt eine Verkalkung an demselben Ort auf wo sich auch eine Verhornung vorfindet (verkalkte Hornsubstanz) VI.*

I. Ein Beispiel solcher Zellen oder Zelltheile, welche nur ganz äusserlich mit dem Skelet in Beziehung stehen, bieten die Muskeln dar. Diese sind häufig theilweise oder auch ganz vom Skelet umschlossen.

II. Als solche »Ernährungsapparate« des Skelets sind zu betrachten die als Bindegewebskörper bezeichneten Zellen der höheren Medusen, Ctenophoren und Anthozoen und dann ganz besonders die sogenannten Ernährungsgefässe der Alcyonarien. — Diese Zellen und Zellcongregationen stehen in demselben Verhältniss zum Skelet wie die ernährenden Gefässe irgend eines Gewebes zu diesem und das Secundäre ihrer morphologischen Bedeutung wird am besten dadurch illustrirt, dass dieselben bei den einfachsten Formen und bei den Jugendzuständen vollständig fehlen und erst da auftreten, wo durch physikalische Verhältnisse z. B. grössere Dicke oder geringe Durchlässigkeit einer Skeletschicht die Ernährung des Skelets durch die, ursprünglich oberflächlich liegenden Epithelien erschwert wird.

III. Von den aufgeführten fünf möglichen Fällen kommt 1 und 4 nicht bei den Actinozoen vor[1]. Für Fall 2 ist als ein Beispiel auf-

[1] Da man die Entwicklung der Pennatulidenachse noch nicht kennt und

zuführen die secundäre Stützmembran, welche sich bei Tubularia zwischen dem Ernährungsepithel (secundärem Entoderm) und den Stützzellen bildet. Beide Zellschichten sind aus dem primären Entoderm hervorgegangen[1]). Für 3 wäre es unnöthig einzelne Beispiele aufzuführen, da das Mesoskelet bei allen Actinozoen vorhanden ist. Für 5 sind zu erwähnen die Chitinhüllen der Hydroiden und Cornularien, die Ectodermausscheidungen von Gephyra und dann die Achsenbildungen der Antipathiden und Gorgonien (Axifera m.) und wahrscheinlich auch der Pennatuliden.

IV. Die Verhornung der hyalinen Substanz kann in sehr verschieden hohem Grade erfolgen weshalb die Grenze zwischen hyaliner und Hornsubstanz, besonders wenn dieselben dabei noch verkalkt sind, schwer zu ziehen ist. Die Möglichkeit einer scharfen Trennung der verschiedenen Verhornungsstufen ist erst dann zu erwarten, wenn über die Hornbildungen genaue chemische Untersuchungen vorliegen[2]).

V. Sowohl die zusammenhängenden Verkalkungen, als auch die einzelnen Spicula lassen sich durch Kochen mit Kali caust. von der organischen Substanz befreien. Ihre chemische Zusammensetzung unterliegt ziemlich grossen Schwankungen. Die Hauptmasse ist stets kohlensaurer Kalk, doch kann auch kohlensaure Magnesia in ziemlich hohem Procentsatz vorkommen, ebenso andere Erdsalze. Die organische Substanz beträgt in der Regel nur geringe Bruchtheile von Procenten.

VI. Als einige Beispiele für die verschiedenen Skeletsubstanzen will ich anführen: für die hyaline Substanz die Stützmembran der Hydroiden mehrer kleinen Medusen, der einfachsten Anthozoen etc. Die fibrilläre Substanz findet man am schönsten im Schirmknorpel der Trachymedusen. Zusammenhängende Verkalkungen finden sich in den Achsen der Isis etc., dann im Mesoskelet der Madreporarien, Milleporiden etc. Spicula sind bei den meisten Anthozoen

---

eine directe Ableitung ihres Achsenepithels vom Ectoderm zur Zeit noch bestritten werden kann, so könnte möglicherweise Fall 1 für diese Gruppe gelten, doch ist dies immerhin sehr unwahrscheinlich.

[1]) Man siehe darüber: G. v. Koch: zur Anatomie und Entwicklung von Tubularia. Jenaische Zeitschrift, Bd. VII Taf. XXVI Fig. 3 etc.

[2]) Als Beispiel der Verschiedenheit der Hornsubstanz mache ich auf das verschiedene Verhalten derselben gegen Tinctionsmittel bei Sclerogorgia und Gorgonia aufmerksam (s. oben).

verbreitet und bilden durch nachherige Verschmelzung feste Massen bei den Tubiporen, den Melithaeen, Corallium etc. Verkalkte Hornsubstanz kommt vor bei vielen Gorgonien.

## Mesoskelet der Alcyonarien.

*Das Mesoskelet der Alcyonarien tritt in seiner einfachsten Gestalt bei den solitären Polypen auf und wird complicirter bei den Büsche*[1]*) bildenden Formen. Bei den ersteren (I) stellt es eine mehr oder weniger dicke Schicht zwischen Entoderm und Ectoderm dar und behält nach Entfernung der zelligen Elemente vollständig die Gestalt des Polypen bei, da es sich zwischen alle Faltenbildungen beider ursprünglichen Zelllagen fortsetzt (II).*

*Bei der Buschbildung der Alcyonarien ist das Mesoderm in verschiedener Weise betheiligt. Sind die einzelnen Polypen nur am Grunde durch dünne cylindrische Röhren (Stolonen) verbunden, so stellt das Mesoskelet eine dünne Lamelle zwischen dem Entoderm, welches die Röhre innen auskleidet und dem Ectoderm, welches ihren äusseren Ueberzug bildet, dar (III). Treten dagegen breite Platten, welche entweder die Basis des Busches bilden oder sich auch frei über dessen Grundlage erheben können, als Verbindungsbrücken der einzelnen Polypen auf, so bildet das Mesoskelet meist die Hauptmasse derselben und ist dann aussen von dem Ectoderm überzogen, während innerhalb desselben die, mit Entoderm ausgekleideten Verbindungsröhren der Polypen (Ernährungscanäle) verlaufen (IV). Aehnlich ist die Verbindung der Polypen bei den übrigen Formen der Buschbildung, doch verlieren dort jene mehr und mehr ihre Selbstständigkeit, während der sie verbindende Theil des Busches, das »Cönenchym« und damit das Mesoskelet des letzteren, sich mächtiger entwickelt (V).*

*Die chemisch-physikalische Beschaffenheit des Mesoskelets zeigt bei den Alcyonarien fast alle, für das Skelet der Cölenteraten überhaupt angegebenen Verschiedenheiten. — Nur bei wenigen Formen besteht das ganze Mesoskelet blos aus hyaliner oder fibrillärer Substanz (VI), in den übrigen Fällen treten immer Kalkkörper in dem-*

---

[1] Ich brauche das Wort »Busch« für Aggregationen von ungegliederten Individuen, während ich das Wort »Stock« für Aggregationen gegliederter aus mehreren Metameren bestehender Individuen »Personen« Haeckel's anwende.

*selben auf. Dieselben besitzen verschiedene Grösse und Gestalt (VII) und sind sowohl in den einzelnen Theilen eines Busches oder eines Polypen, als auch bei den einzelnen Arten und Gattungen auf mannigfache Weise angeordnet. — Oft sind die Kalkkörper nur einzeln in der hyalinen Substanz zerstreut, meist treten sie aber in grösserer Anzahl neben einander auf und oft in so grosser Menge, dass das ganze Skelet eine feste, korkartige Beschaffenheit erhält und seine Gestalt beim Trocknen nur wenig verändert. In manchen Fällen verschmelzen auch die einzelnen Kalkkörper mit einander und bilden dann ein festes Gerüst, welches die hyaline Substanz in verschiedenem Maasse verdrängen kann (VIII). Eine zusammenhängende, nicht aus verschmolzenen Spicula gebildete Verkalkung des Mesoskelets kommt nur bei wenigen Formen vor (IX). Verhornungen des Mesoskelets finden sich niemals in den freien Theilen der Polypen und in der Peripherie der Büsche, sondern sind auf die sogenannte »Achse« (Pseudaxis m.) beschränkt. Dort überziehen sie in der Regel die Kalkkörper und verbinden dieselben zu einer festen Masse, deren Lücken von hyaliner Substanz ausgefüllt werden (X). Das Vorkommen von verkalkter Hornsubstanz im Mesoskelet der Alcyonarien ist nicht nachgewiesen.*

I. Hierher gehören die Gattungen Haimea Milne Edwards und Monoxenia Haeckel. (Haimeinae Perc. Wright.) (Monoxenidae Haeckel.)

II. Hier sind besonders die Septen (Mesenterialscheidewände) nebst ihren Anhängen, z. B. den sogenannten Mesenterialfilamenten, anzuführen.

III. Solche Stolonen finden sich z. B. bei Rhizoxenia Ehrenberg und Cornularia Lam. und stellen die ersten Anfänge eines Cönenchyms dar.

IV. Von diesen Plattenbildungen kommt die erstere Form vor bei Anthelia; die zweite Form, bei der secundäre, frei über der Grundfläche liegende Verbindungsplatten (»Brücken«) der Polypen auftreten, findet sich neben der ersteren bei Tubipora[1]) und dort ist ihr Auftreten durch die vollständige Verkalkung und das Absterben des aboralen Polypentheils zu erklären.

V. Gleichzeitig mit der fortschreitenden Centralisation des Bu-

[1]) S. G. v. Koch: Anatomie der Orgelkoralle. Jena 1874 mit 2 Tafeln.

sches erhebt sich derselbe mehr und mehr frei über seine ursprüngliche Grundfläche hervor und bekommt eine mehr individualisirte, für die einzelnen Gattungen und Arten oft charakteristische Form. — Die in dieser Hinsicht am niedrigsten stehende Gruppe sind wohl die eigentlichen Alcyoniden, bei denen die Ansatzfläche meist noch ziemlich ausgedehnt und die Form des Busches eine mehr oder weniger unregelmässige, knollige ist. Höher stehen die Helioporen [1]) und die »Gorgoniden« der Autoren, welche meist baumförmige Gestalt besitzen und nur mit verhältnissmässig kleiner Basis auf einem fremden Gegenstand aufsitzen. Am bedeutendsten kommt die Individualisirung des Stocks bei den Pennatuliden durch die Form desselben und durch die vollkommene Loslösung von einer Basis zum Ausdruck.

VI. Ein blos aus hyaliner Bindesubstanz bestehendes Skelet kommt nur vor bei Monoxenia Haeckel und bei einer Cornularia.

VII. Ueber die verschiedene Grösse, Gestalt und Lagerung der Kalkkörper vergleiche man besonders Kölliker: Icones histiolog., Klunzinger: Korallen des rothen Meeres und Verill. Hier sei nur im Allgemeinen bemerkt, dass ihre Gestalt nur in wenigen Fällen ganz einfach ist, wie z. B. bei den Xenien etc., wo sie die Form von Linsen besitzen und in den Tentakeln von Tubipora und Primnoa, wo sie kurze abgerundete Cylinderchen darstellen. Meist ist ihre Form im Grossen und Ganzen nadel-, platten-, oder sternförmig, mit allerlei warzigen oder zugespitzten Vorsprüngen.

VIII. Eine solche Verschmelzung der Kalkkörper findet sich in dem Mesoskelet der Tubiporen gleichmässig in allen Theilen der Büsche, mit Ausnahme der oralen Hälfte der Polypen nebst deren Septen und Tentakeln, so dass dort von der hyalinen Substanz nur dünne Stränge übrig bleiben. Ausserdem verschmelzen noch die Kalkkörper zu festen Massen bei einigen »Gorgoniden« (Pseudaxonia m. . Doch tritt bei diesen die Verschmelzung nie in den Polypen ein, sondern nur in den, zwischen diesen liegenden Theilen des Busches und auch da nur in den centralen Theilen, der »Achse« der Autoren, nie in der peripherischen, der sogenannten Rinde (»Cönenchym«). Bei den Melithaeen ist diese feste »Achse« durch Partien, welche aus unverschmolzenen Kalkkörpern, die von Hornsubstanz

[1]) S. Moseley. On the structure and Relation of the Alcyonarian Heliopora coerulea etc. Philosoph. Transact. of the Royal Society vol. 166 pt. I.

überzogen werden, gebildet sind, unterbrochen und erscheint dadurch gegliedert. Bei Corallium durchzieht sie gleichmässig den ganzen Busch.

X. Solche Verhornungen kommen vor in der »Achse« von Sclerogorgia, dann in den weichen Zwischengliedern (Internodien) von Melithaea und Mopsea (s. dort). — Ein Beispiel von Verhornung des Mesoskeletes ohne Beziehung zu Kalkkörpern wäre die, einmal von Kölliker beobachtete Achse von Alcyonium palmatum [1]).

## Das Ectoskelet der Alcyonarien.

*Das Ectoskelet der Alcyonarien (I) findet sich ausser bei Cornularia nur bei einer Anzahl solcher Formen, welche baumförmige Büsche bilden und dann wahrscheinlich auch bei den Pennatuliden. Es entsteht dort (soweit bekannt) als eine Ausscheidung der Ectodermzellen an derjenigen Fläche, welche dem Boden oder irgend einem anderen fremden Gegenstand aufsitzt. Mit dem Längs- (resp. Höhen-) Wachsthum des Busches vermehrt sich diese Ausscheidung und wird dabei, indem sie in der Wachsthumsrichtung des Busches am schnellsten sich vergrössert, zur Achse desselben (II). Das Ectoskelet besitzt nur in seinen jüngsten Theilen weiche Beschaffenheit, in älteren ist es immer verhornt oder mehr oder weniger verkalkt. Häufig bildet die Hornsubstanz Lücken, welche entweder durch spongiöse Substanz (III) oder durch eine sehr kalkreiche Masse von krystallinischer Structur ausgefüllt sind (IV). Manchmal wechseln auch hornige und kalkreiche Lamellen ab (V) und bei mehreren Arten ist die ganze Achse aus abwechselnd hornigen und kalkigen Gliedern zusammengesetzt (VI). In anderen Fällen ist die Hornsubstanz mit kohlensaurem Kalk ziemlich gleichmässig imprägnirt (VII), dagegen kommen isolirte Kalkkörperchen von bestimmter Gestalt (Spicula) im Ectoskelet nicht vor. — Bei den angeführten Achsenbildungen bleibt der centrale Theil entweder leer, oder er wird von spongiösem Gewebe, neben dem bei den Hornachsen auch Querscheidewände auftreten können, ausgefüllt, zuweilen auch lagert sich in jener Höhlung secundär Kalkmasse ab (VIII).*

---

[1]) Kölliker berichtet über diesen Fall (Icon. hist. pag. 165 Taf. XII Fig. 2): »Bei Alcyonium palmatum fand ich in einem Falle in den oberen Theilen des Stammes eine kurze Achse aus lamellöser Hornsubstanz, rings umgeben von der gewöhnlichen Bindesubstanz des Cönenchyms, eine Bildung, die sicher nicht auf eine Epithelialausscheidung zurückzuführen ist.«

I. Ein Ectoskelet, welches von den älteren Autoren: Ehrenberg, Milne Edwards und Anderen für die meisten Korallen angenommen, aber durch Untersuchungen durchaus nicht begründet worden war, wurde von den neueren Zoologen, an deren Spitze in diesem Punkt Lacaze Duthiers und Kölliker stehen, vollständig geläugnet und werden dessen Bildungen jetzt zum Mesoskelet gezogen. Kölliker hat diese letztere Meinung am eingehendsten durchzuführen versucht, daher wird es genügen dessen Beweisgründe für die Entstehung der Achsen der »Axifera m.« aus dem Mesoskelet anzuführen und zu widerlegen um die von mir hier aufgestellte Ansicht auch indirect zu beweisen. — Kölliker[1]) sagt, nachdem er ganz richtig die Achsen (Pseudaxis) von Corallium, den Melithaeaceen, Briaraceen und Sclerogorgiaceen auf das Mesoskelet zurückgeführt hat, Folgendes:

> »In Betreff der einfach lamellösen hornigen und verkalkten Achsen der Gorgoniden und Pennatuliden liegen bis anhin keine so bestimmten Thatsachen vor, die über ihre Entwicklung Aufschluss geben, immerhin mache ich auf folgende Verhältnisse aufmerksam.«
>
> »1) Manche Achsen dieser Abtheilung schliessen, wenn auch nur zufällig, im Innern vereinzelte Kalkkörper des Cönenchyms ein, was zu beweisen scheint, dass der Zusammenhang zwischen Achse und Cönenchym ein viel grösserer ist, als man bisher anzunehmen geneigt war.«

Hierzu muss ich bemerken, dass mir bei den untersuchten Arten aus der in Rede stehenden Abtheilung (Axifera) dieser Fall nicht vorgekommen ist, während er bei den mit Pseudaxis versehenen Formen ziemlich häufig war. Ausserdem lässt sich das zufällige Vorkommen von Kalkkörpern, welche dem Mesoskelet entstammen, im Ectoskelet leicht aus früheren Verletzungen der Achse und anderen Zufällen erklären, denn es kommen ja zuweilen ganz fremde Körper auf diese Weise in das Innere der Achsen.

> »2) In der That habe ich auch nirgends als Begrenzung des Cönenchyms gegen die Achse eine Epithelschicht gefunden, wie sie doch da sein müsste, wenn die gang und gäbe Auffassung der Achsen die richtige wäre.«

---

[1]) Icon. histiol. pag. 165. — Weitere Citate über diesen Gegenstand s. Anhang zu der Beschreibung von Gorgonia.

Dieser Satz, der für die ganze Beweisführung wohl der entscheidende ist, erscheint hinreichend durch meine Beobachtungen an Gorgonia, Muricea, Primnoa, Isis, Pennatula etc. widerlegt. Ausserdem mache ich darauf aufmerksam, dass später KÖLLIKER selbst ein Achsenepithel bei den Pennatuliden vermuthet und beschreibt. (Man siehe vorn, Anmerkungen zur Pennatula rubra.)

»3) Scheinen die netzförmigen Verbindungen, die die Achsen von Gorgonia eingehen (Rhipidogorgia etc.) zu beweisen, dass diese Achsen innere Productionen des Cönenchyms sind. Wenn nämlich Aeste verschmelzen, so verschmilzt erst das Cönenchym derselben und erst dann bildet sich eine Vereinigung der Achsen auf Kosten des Cönenchyms, wie man am besten daraus sieht, dass diese Achsentheile häufig viele Kalkkörper einschliessen.«

Hier ist nicht einzusehen warum die Achsen sich nicht ebenso gut vereinigen können, wenn sie durch ein Epithel erzeugt werden. Der zweite Theil des Satzes fällt zusammen mit Satz 1.

»4) Der Bau der fraglichen Achsen ist der Art, dass sie viel mehr an Bindesubstanz als an Cuticularbildungen sich anschliessen und erinnere ich vor Allem 1) an die feinen Fasernetze im Centralstrange und dem Schwammgewebe der Rinde bei vielen Gattungen mit hornigen Achsen und 2) an den Bau der Weichtheile der Pennatulidenachsen mit ihren feinen Fäserchen und den sie durchsetzenden Radialfasern.«

Dieser Satz ist jedenfalls der schwächste der ganzen Beweisführung, denn er stützt sich auf blosse Analogien. Dass die Verhältnisse bei den Pennatuliden complicirtere sind als bei den Axifera, soll nicht geläugnet werden und es ist sogar wahrscheinlich, dass einzelne Fäden des Mesoskelets am Aufbau der Achse theilnehmen. Man sehe darüber die Beschreibung von Halisceptrum.

»5) Endlich erwähne ich noch eine Thatsache, die im Allgemeinen zeigt, dass auch Hornsubstanz für sich allein im Innern eines Cönenchyms sich bilden kann. Bei Alcyonium palmatum (Taf. XII Fig. 4) fand ich in Einem Falle in den oberen Theilen des Stammes eine Achse aus lamellöser Hornsubstanz, rings umgeben von der gewöhnlichen Bindesubstanz des Cönenchyms, eine Bildung, welche sicher nicht auf eine Epithelialausscheidung zurückzuführen ist.«

Dieses interessante Vorkommen wurde schon oben angeführt und

es beweist eben nichts mehr, als dass die Verhornungen des Mesoskelets auch ohne Beziehung zu Kalkkörpern vorkommen können. Zu der vorliegenden Frage hat es keine Beziehung.

Mit diesen fünf Sätzen, von denen aber nur 1 und 2 als wirkliche Beweisgründe gelten können, fällt auch die pag. 118 bedeutend schärfer ausgesprochene Behauptung:

> »..... so kam Lacaze Duthiers durch eine sorgfältige Untersuchung der Entwicklung der Achse von Corallium dazu, nachzuweisen, dass dieselbe keine Epidermisausscheidung ist, in welcher Weise dieselbe von Ehrenberg, Dana und Milne Edwards aufgefasst worden war, sondern durch Verkalkung innerer Leibestheile entsteht. Dieser Ansicht muss auch ich beipflichten und sehe ich mich ausserdem, gestützt auf die mikroskopische Untersuchung der Achsen aller Gattungen der Gorgoniden, veranlasst zu behaupten, dass wahrscheinlich alle diese Achsen im Innern des Cönenchyms dieser Thiere sich bilden und nirgends die Bedeutung einer Epithelialbildung haben, in welcher Beziehung das Nähere unten zu finden ist.«

II. Am besten lässt sich das Verhältniss des Ectoskelets zum Cönenchym an ganz jungen Exemplaren von Gorgonia verrucosa studiren. Dort bildet das erstere eine dünne, wenige Millimeter lange, ziemlich weiche Achse, welche an der Basis sich allmälig zu einer rundlichen Platte verbreitert, die auf irgend einem harten Gegenstand festsitzt. Die ganze Achse, mit Ausnahme der Ansatzfläche ist vom Cönenchym überzogen und in diesem sitzen die wenigen Polypenkelche.

III. So bei Gorgonia und Muricea. Man siehe dort.

IV. Z. B. bei Plexaurella, s. Kölliker Icones hist. Taf. XIV Fig. 8, 10, 11.

V. An den dickeren Aesten von Primnoa lepadifera. ibid. Fig. 7.

VI. Dieses ist der Fall bei Isis und den verwandten Gattungen.

VII. So bei Primnoa, besonders an den dünneren Aesten.

VIII. Dieser »Centralstrang« ist von Kölliker bei verschiedenen Arten genau beschrieben worden und ich habe denselben bei

meinen Einzelbeschreibungen ebenfalls berücksichtigt. Man vergl. meine Mittheilung über Isis[1].

## III. System der Alcyonarien.

*Die Alcyonarien zerfallen hinsichtlich der Beziehungen der einzelnen Polypen zu einander in drei, ihrem Inhalt nach sehr verschiedene Hauptgruppen. Die erste derselben, welche ich hier als Familie der Haimeida (I) bezeichne, umfasst die Alcyonarien, bei denen die Polypen sich niemals zu Büschen vereinigen. — Die zweite Hauptgruppe wird gebildet durch jene Formen, welche zwar Büsche bilden, bei denen aber die einzelnen Polypen fast vollkommen selbständig bleiben und nur durch Stolonen oder durch plattenförmige Ausbreitungen mit einander in Verbindung stehen. Diese Gruppe zerfällt in zwei Familien, Cornularida (II), bei denen die Kalkkörper des Mesoskelets sich niemals zu grösseren Partien vereinigen und Tubiporida (III), bei denen die Kalkkörper mit einander zu einem festen Skelet verschmelzen. — Die dritte Hauptgruppe ist die umfangreichste. Sie umfasst alle diejenigen Alcyonarien, bei denen der, die einzelnen Polypen verbindende Theil der Büsche (Cönenchym) massig entwickelt ist und die Polypen nur als Organe der letzteren erscheinen. Diese Hauptgruppe zerfällt nach dem verschiedenen Verhalten ihres Skelets wieder in zwei Abtheilungen, nämlich a) in solche Formen, die nur ein Mesoskelet besitzen und b) in solche, bei denen ausserdem noch ein Ectoskelet entwickelt ist. Zu der ersten Abtheilung gehört die Familie der Alcyonida (IV), deren Skelet nur unverschmolzene Kalkkörper enthält, dann die Familie Pseudaxonia (V), welche sich durch den Besitz eines zusammenhängenden Skeletes, das entweder durch Verschmelzung der Kalkkörper oder durch Vereinigung derselben mittels Hornscheiden zu Stande kommt, auszeichnet und zuletzt die Familie Helioporida (VI), bei der das Skelet in seiner Hauptmasse verkalkt ist und keine Spicula enthält. — Zu der letzten Abtheilung gehören die beiden Familien der Pennatulida (VII), welche nicht an eine Unterlage befestigt sind und lange Darmhöhlen*

[1] Dort findet sich die Eigenthümlichkeit, dass der centrale Canal an der Spitze, welche bei allen untersuchten Aestchen durch ein Kalkglied gebildet wird, geschlossen ist. Da dieser Canal aber im ganzen Ast nicht unterbrochen ist, so muss beim Weiterwachsthum der Kalktheil, welcher denselben an der Spitze verschliesst, immer wieder aufgelöst werden.

*besitzen und die der Axifera (VIII), welche festgewachsen sind und sich durch kurze Darmhöhlen auszeichnen, die nur durch die Ernährungscanäle mit einander in Verbindung stehen (IX).*

I. Diese Familie ist eine Unterfamilie bei Perc. Wright [1]) und Klunzinger [2]), letzterer fügt zu ihnen noch die Familie der Monoxenidae Haeckel [3]). Will man in der Familie noch Unterabtheilungen machen, so wird man leicht zwei Unterfamilien unterscheiden können: Monoxeninae ohne Kalkkörper und Haimeinae mit Kalkkörpern.

II. Die Cornulariden entsprechen hier der gleichnamigen Familie von Milne Edwards [4]). Nur habe ich die solitären Formen, welche die vorige Familie ausmachen, ausgeschlossen. In gleichem Sinne wird die Familie von Verill und Klunzinger aufgefasst (s. dort), aber den Alcyoniden untergeordnet.

III. Die Tubiporen werden von den meisten Autoren als eine ziemlich isolirt stehende Gruppe betrachtet. Nach meiner Anschauung sind dieselben sehr nahe mit den Cornulariden verwandt und ihre Abweichungen von diesen lassen sich alle auf das Verschmelzen der Kalkkörperchen zurückführen (s. oben). Dass die ausgestorbene Familie der Syringoporen in die Familie der Tubiporiden gehört, scheint mir nach eigenen Untersuchungen kaum zu bezweifeln, denn die Skelete beider Gruppen stimmen im höchsten Grade mit einander überein und der ganze Unterschied liegt in den verschieden gestalteten »Brücken«. Wenn Klunzinger (pag. 46) geltend macht, dass es nicht sicher sei, dass die Syringoporen auch achtstrahlig gewesen seien, so schneidet er damit einfach die Möglichkeit einer Vergleichung lebender Formen mit ausgestorbenen ab. Man kann eben in der Paläontologie nur von den Theilen ausgehen, welche sich erhalten haben.

IV. Ueber diese Familie ist nur zu bemerken, dass sie den Alcyoninae Milne Edwards entspricht. Ausser den Alcyoninae Kölliker, die sich durch lange Leibeshöhlen auszeichnen und des-

---

[1]) Percival Wright. On a genus of Alcyonidae. Proceed. Dublin microscop. club. 1864.

[2]) Klunzinger. Die Korallenthiere des rothen Meeres. Berlin 1877.

[3]) Haeckel. Arabische Korallen. Berlin 1876.

[4]) Milne Edwards. Histoire naturelle des Coraillaires. Paris 1860.

halb auch Siphonogorgia Köll. mit umfassen, würde dieser Familie noch ein Theil der Briaraceae Köll. zugetheilt werden müssen, welche kurze Leibeshöhlen besitzen, ohne dass deshalb gesagt sein soll, dass dieser Unterschied nicht ein sehr wichtiger ist. Vielleicht gibt er nach genauerer Untersuchung der Knospenbildung, später einen Hauptfactor bei der Eintheilung und der Phylogenie der Alcyonarien.

V. Die Familie der Pseudaxonien umfasst einen Theil der, aus zwei ganz heterogenen Gruppen (s. oben) zusammengesetzten Gorgoniden der Autoren. Ihre nahe Verwandtschaft wird durch eine Anzahl von Zwischenformen z. B. Siphonogorgia und Paragorgia dargethan. — Unterabtheilungen lassen sich in dieser Familie leicht nach der Beschaffenheit der Achse machen. Man bekömmt dann drei Unterfamilien: Corallina, Achse blos aus verschmolzenen Kalkkörperchen, Sclerogorgiacea, Achsen aus Kalkkörperchen und Hornsubstanz, Melithaeacea, Achsen aus Gliedern, die nur aus verschmolzenen Kalkkörpern bestehen und mit anderen, die auch Hornsubstanz enthalten, abwechseln.

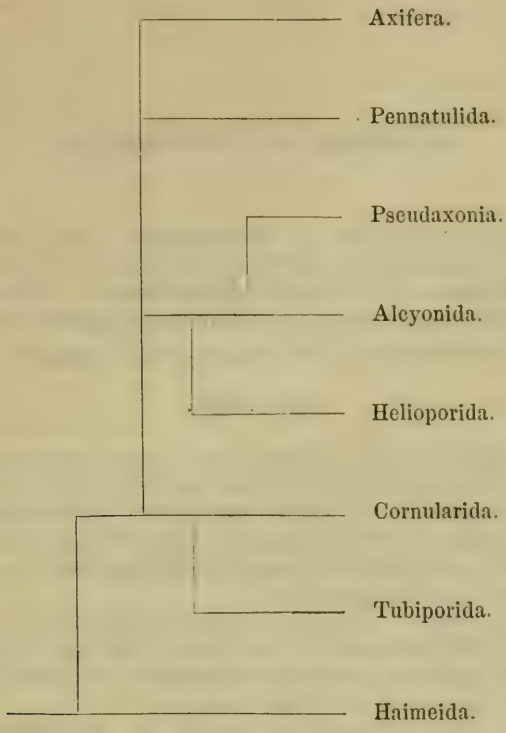
VI. Dass die Helioporiden nicht Alcyonarien sind, lässt sich nach den Untersuchungen von Moseley (s. oben) wohl nicht bezweifeln. Ihre Stellung als eigene Familie erscheint durch die eigenthümliche Beschaffenheit des Skeletes bedingt (s. dort).

VII. Die Pennatuliden nehme ich im Sinne der übrigen Autoren. Ich betrachte sie als Verwandte der Alcyoniden zu denen einige Veretilliden ganz gute Uebergangsformen bilden. — Wenn meine Vermuthung, dass die Achse der Pennatuliden ähnlich wie die der Axiferen ein Product des Ectoderms sei, so würde die Gruppe den Alcyoniden noch näher zu stehen kommen, liessen sich aber wohl immer noch wegen ihrer anatomischen Eigenheiten, wegen der Ablösung vom Boden und wegen des Achsenepithels als besondere Familie aufrecht erhalten.

VIII. Die Berechtigung dieser Familie lässt sich wohl nach den vorhergegangenen Auseinandersetzungen nicht mehr bezweifeln. Ihre näheren Verwandtschaftsverhältnisse zu den übrigen Gruppen lassen sich vor der Hand nicht mit Genauigkeit angeben, doch ist zu vermuthen, dass sich entweder bei den Cornularien oder bei den Alcyoniden (im letzteren Falle wohl in Verbindung mit den Pennatuliden) Anknüpfungspunkte finden lassen.

IV. Um die Verwandtschaft der acht unterschiedenen Familien

übersichtlicher zu machen gebe ich hier noch eine Stammbaumskizze der Alcyonaria.




Darmstadt, den 31. Januar 1878.

# Erklärung der Abbildungen.

Bei allen Figuren bedeutet: *ae* Achsenepithel, *b* Bindegewebszelle, *c* Ernährungscanal, *cs* Centralstrang, *e* Ectoderm, *ef* Ernährungsgefässe, *h* Hornsubstanz, *k* Kalksubstanz, *kh* verkalkte Hornsubstanz, *l* Lücke, *m* Muskel, *n* Entoderm, *of* Eifaden, *s* Spiculum, *T* Tentakel, *z* hyaline Substanz.

Die Vergrösserung ist bei jeder Figur angegeben.

## Tafel XXII.

Fig. 1. Theil eines vor dem Schleifen mit Carmin gefärbten Querschliffes durch einen Ast von Sclerogorgia mexicana. Vergr. 60 fach.

Fig. 2. Kleiner Theil eines ebenso behandelten Längsschliffes durch die Scheinachse 120 fach vergrössert. Zeigt die Spicula mit ihren Hornscheiden, der dazwischen liegenden hyalinen Substanz und einige Zellen von »Ernährungsgefässen«.

Fig. 3. Theil von Fig. 1. 350 fach vergrössert. Scheinachse.

Fig. 4. Schliff von Melithaea? 300 fach vergr. Man sieht den Uebergang von Spicula der Rinde in die feste Kalkmasse der Scheinachse. In letzterer befinden sich lufthaltige Lücken.

Fig. 5. Schliff an der Grenze eines harten und eines weichen Gliedes von Melithaea um den Zusammenhang der walzenförmigen Spicula der Internodien mit der Kalkmasse zu zeigen. Vergrösserung die gleiche.

Fig. 6. Querschnitt durch eine entkalkte Achse von Pennatula rubra, nahe an der Spitze, mit Hämatoxylin gefärbt. Vergr. 120 fach.

Fig. 7 u. 8. Querschliffe von dickeren Theilen der Achse von Pennatula rubra, theilweise mit Fortsätzen der hyalinen Substanz. Färbung mit Carmin, vor dem Schleifen. Vergr. 600 fach.

Fig. 9. Querschnitt durch die entkalkte Achse von Kophobelemnon Leuckartii, mit Hämatoxylin gefärbt. Vergr. 400 fach.

Fig. 10. Querschnitt durch die entkalkte Achse von Halisceptrum gustavianum, mit Carmin gefärbt. Vergr. 100 fach.

Fig. 11. Ein Stückchen des vorigen Präparates 600 fach vergrössert, zeigt das Hereinragen von Fortsätzen der hyalinen Substanz in die Achse.

## Tafel XXIII.

Fig. 1. Querschnitt durch einen entkalkten Zweig von Muricea placomus, mit Hämatoxylin gefärbt. Die äusseren Partien sind etwas zusammengeschrumpft, Entoderm, Achsenepithel und Achse sind aber deutlich. Vergr. 60 fach.

Fig 2

Fig 1

Fig 4

Fig 3

Fig 5

Fig 6

Fig 11

Fig 7

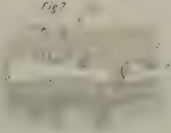


Fig 9

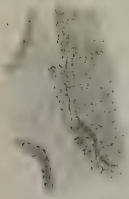


Fig 8

Fig 10

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

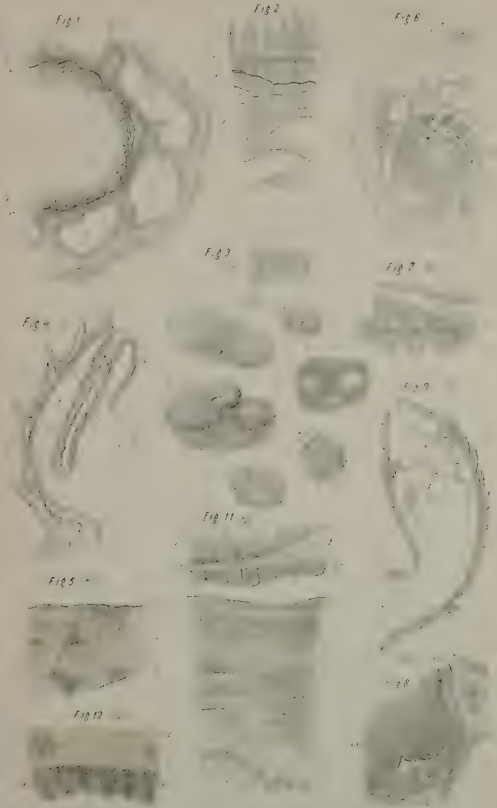


Fig 1
Fig 2
Fig 6
Fig 3
Fig 7
Fig 4
Fig 9
Fig 11
Fig 5
Fig 10
Fig 12
Fig 8

Fig. 2. Ein Stückchen von einem ähnlichen Schnitt 300fach vergrössert. Die Zellen des Entoderms und Achsenepithels sind etwas geschrumpft aber sonst deutlich. Die Structur der Achse ist zu erkennen.

Fig. 3. Einige Achsenepithelzellen von einem anderen Präparat. Dieselben sind weniger geschrumpft und zeigen den Kern deutlicher. Vergr. 400fach.

Fig. 4. Längsschliff eines eingestülpten Polypen von Muricea placomus um die Anordnung der Spicula und der Ringmuskelschicht zu zeigen. 60fach vergrössert. (Diese Abbildung ist aus mehreren Zeichnungen zusammengesetzt.)

Fig. 5. Mit Carmin gefärbter Schliff durch die äusserste Schicht eines Zweiges von Muricea p. Zeigt die Verbindung des Ectoderms mit den Bindesubstanzzellen. Vergr. 400fach.

Fig. 6. Querschnitt durch den Eifaden eines Selachiers, auf den sich das Cönenchym von Primnoa verticillaris ausgebreitet hat. Mit Hämatoxylin gefärbt. Vergr. 100fach.

Fig. 7. Tangentialschnitt von einem ähnlichen Eifaden. Zeigt die Flächenansicht des dem Faden anliegenden Ectoderms. Vergr. 300fach.

Fig. 8. Querschnitt durch die entkalkte Achsenspitze von Primnoa verticillaris mit Hämatoxylin gefärbt. Vergr. 400fach.

Fig. 9. Längsschliff (sagittal) durch einen Polypen von Primnoa verticillaris um die Vertheilung der Kalkkörper zu zeigen. Vergr. 35fach. Abbildung aus mehreren Schliffen componirt.

Fig. 10. »Ellipsoide Körper« aus der Achse von Primnoa verticillaris. $\alpha$ und $\gamma$ noch von der Substanz der Achse umhüllt, $\beta$, $\varepsilon$ isolirt, $\delta$ ein Stück der entkalkten Achse mit Hämatoxylin gefärbt, in dem die »ellipsoiden Körper« als Lücken erscheinen, $\varphi$ ein ellipsoider Körper durch Zerdrücken einer in Kali gekochten und dann kurze Zeit mit Essigsäure behandelten Achse isolirt. Daneben körnige Rudimente der Achse. Alle 6 Abbildungen in 400facher Vergr.

Fig. 11. Querschnitt durch ein horniges Internodium eines dünnen entkalkten Aestchens von Isis elongata, in Wasser betrachtet, ohne Färbung. Die Achsenscheide mit dem Achsenepithel hat sich etwas von der Hornschicht der Achse losgelöst. Vergr. 400fach.

Fig. 12. Ein Stückchen Achsenscheide mit Achsenepithel von einem entkalkten Querschnitt durch die Spitze eines Aestchens von Isis elongata mit Hämatoxylin gefärbt. Die hyaline Substanz der Kalkachse hat sich von dem Achsenepithel abgehoben und ist zusammengeschrumpft und deshalb weggeblieben. Vergr. 400fach.

# Die fossilen Wirbel.

## Morphologische Studien.

Von

**C. Hasse.**

(*Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.*)

Mit Tafel XXIV—XXVII und zwei Holzschnitten.

### Die Histologie fossiler Reptilwirbel.

In einer früheren Arbeit[1]) wurden die Wirbel ausgestorbener Reptilien wesentlich in ihren stammes- und entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen geschildert und ich vermochte nur mit kurzen Worten auf den feineren Bau einzugehen. Derselbe ist aber so wichtig, eigenthümlich und morphologisch interessant und liefert so viele Stützen für die bereits veröffentlichten Ansichten, über Stammes- und Verwandtschaftsgeschichte der ausgestorbenen Reptilien, dass ich mich beeile, das nur flüchtig Berührte ausführlicher darzulegen. Vermag ich diesmal auch nur Ichthyosaurus, Nothosaurus, Plesiosaurus und Thecodontosaurus zu berücksichtigen, da es mir bezüglich des grössten Theiles der Uebrigen, namentlich der Dicynodonten, Pterosaurii etc. an Untersuchungsmaterial fehlte, so glaube ich doch den Mangel, wenn er auch fühlbar ist, für keinen allzu grossen halten zu dürfen. Sind einmal, wie es hier geschehen soll, Hauptrepräsentanten der beiden Entwicklungstypen bezüglich ihres mikroskopischen Baues gründlich durchgearbeitet, so kann der Rahmen entweder durch weitere eigene Untersuchungen oder durch andere, glücklicher situirte Forscher leicht ausgefüllt werden.

[1]) Anatomische und paläontologische Ergebnisse. Leipzig, ENGELMANN 1878.

Bei dieser Gelegenheit möge es mir denn auch gestattet sein auf die Eigenthümlichkeiten der Zähne unserer jetzt lebenden Fischlurche einzugehen. Beim Durchsehen der Literatur finde ich, dass den Zähnen der Perennibranchiaten nur wenig eingehende Beachtung geschenkt worden ist. In dem berühmten Werke von R. Owen [1] finden sich wohl Angaben über die Stellung etc. der Zähne, und dasselbe ist mit der zweiten Fundamentalarbeit, der Oscar Hertwig's [2], der Fall, allein es fehlt sowohl die bildliche Darstellung, wie die eingehende Beschreibung der feineren Structur. Dennoch gehören die Zähne zu denjenigen Bildungen, die nicht allein einen hohen paläontologischen Werth, sondern auch in stammesgeschichtlicher Beziehung eine hohe Bedeutung besitzen, da dieselben in ihrem Bau nur innerhalb enger Grenzen variiren. Ich hob ja bereits in der erwähnten Abhandlung hervor, dass die Aehnlichkeit des Zahnbaus bei Cryptobranchus und Ichthyosaurus ein weiterer Beweis für den verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen letzterem und den Derotremen sei, ein Beweis, der im Uebrigen den Structurverhältnissen der Wirbel entnommen wurde.

Was nun den Zahnbau der jetzt lebenden Fischlurche betrifft, so wäre vor Allem hervorzuheben, dass bei ihnen sowohl, wie bei den Coecilien dieselben Hauptbestandtheile vorhanden sind, wie bei den Urodelen resp. den Anuren. Sie bestehen aus der freien, schmelzüberzogenen Krone (Fig. 1, 2, 3, 4, 5 *a*), dem Mittelstücke, dem eigentlichen Cemente (Fig. 1, 2, 3, 4, 5 *b*) und dem Endabschnitte, dem Zahnsockel oder der Fussplatte (Fig. 2, 4 *c*). Die Pulpahöhle zieht sich dabei durch alle drei Bestandtheile. Die Krone besteht wie bei den übrigen Amphibien aus dem feinen Schmelzüberzuge und dem Dentin, dessen Canälchen gegen die Spitze hin ausstrahlen (Fig. 2, 3, 5). Das bei durchfallendem Licht dunkel, bei auffallendem Lichte weiss erscheinende Cement ist homogen und ohne Zelleinschluss (Fig. 2, 3, 5 *b*), während die gebogene Fussplatte (Fig. 2, 4 *c*) eingeschlossene Zellen zeigt, wie es Hertwig [3] auf seiner Taf. III Fig. 1, 3 u. 9 von anderen Amphibien vollkommen zutreffend zeichnet.

Von den Perennibranchiaten habe ich vor allen Dingen Meno-

---

[1] Odontography 1840—45.

[2] Ueber das Zahnsystem der Amphibien etc. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XI. Supplement.

[3] l. c.

branchus lateralis (Fig. 1, 2) untersucht und diesem Thiere schliesst sich in jeder Beziehung Coecilia an. Die Krone ist leicht hakenförmig übergebogen, das Cement besitzt eine sehr bedeutende Ausdehnung (Fig. 1, 2 *b*) und die Fussplatte, die halsartig abgeschnürt erscheint, besteht aus zwei spitzwinklig zusammenstossenden Flügeln (Fig. 1 *c*). Wie Menobranchus, so verhält sich unter den Derotremen auch Menopoma alleghaniense (Fig. 3), nur ist das Cement weniger ausgedehnt, die Zahnkrone ist weniger schlank, die Spitze stumpfer und dem entsprechend auch die darin befindliche Pulpahöhle weiter. Die Zahncanälchen treten auch deutlicher hervor (Fig. 3 *a*).

Bei Cryptobranchus japonicus ähnelt die Gesammtform der Zähne (Fig. 4) wieder der bei Menobranchus, allein der wesentliche Unterschied besteht, ganz abgesehen von der ungemeinen Länge der zweiflügeligen Fussplatte, dem Mangel einer halsartigen Einschnürung derselben und der geringeren Entwicklung des Cementes, darin, dass an dem Cemente eine Cannelirung auftritt (Fig. 5 *b*). Dieselbe zeigt sich am deutlichsten an der concaven Seite und verliert sich allmälig gegen die convexe Fläche hin (Fig. 5 *b*). Sie reicht nicht über die Grenzen des Cementes hinaus und endet in verschiedener Höhe. Dabei sind die einzelnen Furchen unter einander parallel.

Werfen wir nun einen Blick auf die Abbildungen, welche R. Owen in seinem berühmten Werke Taf. 73 von Ichthyosauruszähnen gegeben hat. Bietet ein Theil derselben in der Furchung der Krone auch Verhältnisse dar, wie sie bei Plesiosaurus und Nothosaurus die Regel sind und den Zähnen dieser Thiere eine so grosse Aehnlichkeit mit denen der Labyrinthodonten verleihen, eine Aehnlichkeit, auf die ich bei der Schilderung der Labyrinthodonten seiner Zeit zurückkommen werde, so zeigt sich doch (Fig. 3, 5) bei Ichthyosaurus platyodon und tenuirostris ein Bild gleich dem, wie wir es von Cryptobranchus kennen gelernt haben. Auch hier erscheint nur das Cement cannelirt und die Fussplatte ist, wie aus Fig. 7 derselben Tafel hervorleuchtet, zweiflügelig, selbst die Zahncanälchen haben eine gleiche Anordnung.

Wir sehen nun aber nicht allein bei Ichthyosaurus Zähne, die denen des Cryptobranchus gleichen, auftreten, sondern, und daraus ergibt sich die ungemeine Wichtigkeit der Untersuchung etwa sich vorfindender Wirbel, nach Römer's Abbildung[1]) Taf. 49 Fig. 4 u. 9,

[1]) Lethaea geognostica. Stuttgart 1876.

die derselbe Dawson [1]) entnommen hat, ist dasselbe in einem noch viel höherem Maasse mit dem dem Kohlengebirge, also der paläozoischen Periode angehörigen Baphetes planiceps der Fall. Bei diesem Thiere scheint der Abbildung nach zu schliessen die Cannelirung sich auch wesentlich auf die concave Seite des Cementes beschränkt zu haben. Es dürften hier wohl noch weitere Untersuchungen der paläozoischen Funde stattfinden.

Was nun die Wirbel des Repräsentanten des einen Entwicklungstypus, des Ichthyosaurus, betrifft, so wäre zunächst die Frage zu erledigen: Persistirt die Rückensaite und nimmt dieselbe an dem Aufbau des Wirbels irgend einen Antheil, wie das ja z. B. von den Wirbeln der Ascalaboten bekannt ist? Die Beantwortung der Frage ist um so wichtiger, weil wir es mit amphicoelen Wirbeln zu thun haben, in deren Höhlungen die Chorda während des Lebens unzweifelhaft eine bedeutende Ausdehnung besass. Die Aufgabe ist nicht so ganz leicht zu lösen, einmal, weil es sich um ein verhältnissmässig leicht vergängliches Gewebe handelt, weil ferner nicht alle Wirbel bezüglich des feineren Baues gleich gut erhalten sind und dann, weil es nichts weniger als leicht ist einen für mikroskopische Zwecke und namentlich für stärkere Vergrösserungen durchaus brauchbaren Querschliff genau durch die Mitte so grosser fossiler Wirbel zu legen. Ich glaube die Frage auch nicht mit vollster Bestimmtheit beantworten zu können, allein, was ich gesehen, ist doch immer des Erwähnens werth und nähert sich einer Lösung.

Bei einem aus dem Wellendolomit von Laufenburg stammenden Wirbel eines Ichthyosaurus atavus, den ich in Folge des liebenswürdigen Entgegenkommens meines verehrten Collegen Meyer in Zürich untersuchen konnte, gelang es einen Längsschliff genau aus der Mitte zu bekommen. Die eine Wirbelhöhlung war vollkommen mit Gesteinsmasse ausgefüllt, die andere dagegen leer. Beim Schleifen hatte sich namentlich an der Stelle des centralen Canals der Chorda die eine Wirbelhälfte etwas von der die Chorda ersetzenden Gesteinsmasse abgehoben. An der letzteren liess sich nun eine Masse nachweisen, die zwar von den Wirbelhälften des Längsschliffes abgelöst war, aber, wenn man sich dieselben in ihrer natürlichen Lage dachte, genau in den dem Centralcanal der Chorda entsprechenden Raum zwischen ihnen hineingepasst haben musste. An der Peripherie derselben liessen sich noch Spuren des verkalk-

[1]) Airbreathers of the coal period. Montreal 1863.

ten Knorpels, des intervertebralen Antheiles des Wirbels nachweisen. Trotz des unbestimmten histiologischen Charakters dieser Masse oder gerade wegen desselben und der scharfen Abgrenzung gegenüber der Gesteinsmasse kann ich sie nicht anders denn als einen fossilisirten Rest der in einem Centralcanal liegenden Chorda ansehen. Dieselbe zeigt weder die Charaktere des fossilen Knochens, noch ausgeprägt die des fossilisirten Hyalinknorpels, nähert sich aber dem letzteren insofern bedeutend, als theilweise leere, theilweise mit dunklem Gestein gefüllte, rundliche Höhlen auftreten, die ich nur als Knorpelhöhlen zu deuten vermag (Fig. 12 *a*). Welcher Natur aber die zwischenliegende Substanz während des Lebens gewesen sein mag, darüber lassen sich nur Vermuthungen anstellen. Ich glaube aber es liegt ein verknorpelter und verkalkter und somit für die Erhaltung im fossilen Zustande günstige Verhältnisse darbietender Chordarest vor. Ob sich ein solcher auch bei den grössten Ichthyosauruswirbeln wird nachweisen lassen steht dahin, eben so wie weit bei der Umwandlung des Chordagewebes die eigentliche Masse des Wirbels, namentlich der secundäre oder intervertebrale Abschnitt betheiligt ist. Jedenfalls ist dieser modificirte Rest der Chorda im höchsten Grade interessant, weil wir ja vor Allem aus den Untersuchungen GEGENBAUR's[1]) wissen, dass bei den Perennibranchiaten, Derotremen, Urodelen und Ascalaboten eine gleiche Masse in Gestalt des von ihm sogenannten Chordaknorpels bleibt, wenn derselbe auch bei diesen Thieren hyalinknorplig erscheint.

Die makroskopischen Verhältnisse des secundären oder Intervertebralwirbels sind bereits früher[2]) Gegenstand der Betrachtung gewesen, während der mikroskopischen nur beiläufig Erwähnung gethan wurde. Dabei möchte ich aber, bevor ich auf die Schilderung des feineren Baues eingehe, ergänzend hervorheben, dass die Dickenunterschiede desselben an der Peripherie und im Centrum der Wirbelhöhlung viel geringere sind, als bei den jetzt lebenden Ascalaboten und Urodelen, die ja alle amphicoele Wirbel besitzen. Somit könnte von einer intervertebralen Einschnürung der Chorda kaum die Rede sein, wenn man nicht, worauf ich alsbald zurückkomme, annehmen will, dass der Hyalinknorpel während des Lebens, namentlich an der Peripherie des secundären Wirbels eine bedeutendere Ausdehnung hatte. War das nicht der Fall, sondern

---

[1]) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule 1862.
[2]) l. c.

entspricht die an den fossilen Wirbeln nachweisbare Ausdehnung des secundären Wirbels nahezu vollkommen der während des Lebens, so ist die geringe Dickenzunahme desselben gegen die Peripherie hin ein weiterer Beweis für die Abspaltung der mit Ichthyosaurus nächst verwandten Thiere innerhalb niederstehender Amphibienfamilien. Ein indirecter Beweis für die nahezu gleiche Ausdehnung dieses interessanten Wirbelbestandtheils, während des Lebens liegt meines Erachtens in folgendem Umstande. Die Verbindung der Wirbel unter einander ist eine ausserordentlich lockere und dünne gewesen, die Zwischenwirbelmassen können keine nennenswerthe Ausdehnung und Resistenz gehabt haben, denn gewöhnlich findet man die Ichthyosauruswirbel von einander isolirt und selbst an den zusammenhängenden Skeleten gegeneinander verschoben und gedreht. Demnach faulten sie sehr schnell und die Wirbelhöhlung wurde, statt durch Infiltration durch das Gewebe hindurch mit Kalkspath oder dergleichen, beim schnellen Schwund der Intervertebralmassen mit demselben Gestein ausgefüllt, in welchem die Einbettung geschah. Das leicht zerstörbare Chordagewebe muss sonach eine gewaltige intervertebrale Ausdehnung, das Zwischenwirbelgewebe dagegen eine geringe Dicke besessen haben, und dafür spricht auch der Mangel einer Abplattung am Rande der Wirbelhöhlung, wie wir eine solche in charakteristischer Weise bei Haien mit dicken Intervertebralligamenten auftreten sehen. Auch die Form des Chordaknorpels weist auf mächtige intervertebrale Entwicklung der Rückensaite hin.

Der Bau des secundären Wirbels bietet bereits bei oberflächlicher Betrachtung Besonderheiten, die die Aufmerksamkeit auf sich ziehen müssen. Ist auch keine absolut scharfe Grenze gegenüber dem primären Wirbel gegeben, so ist dieselbe doch immerhin so ausgeprägt (Fig. 14), dass an ein Entstehen des einen aus dem anderen nicht zu denken ist. Es ist ein engmaschiges Knochennetz (Fig. 14 *a*), dessen Räume gegen die Oberfläche der Wirbelhöhlung hin dichter, gegen den primären Wirbel hin etwas weiter erscheinen. Ganz besonders deutlich tritt der Unterschied auf dem Querschnitte zu Tage. Der secundäre Wirbel ist, wie sich namentlich aus der Betrachtung der Maschenräume so deutlich ergibt, in concentrischen Lagen um die Chorda geordnet.

Wie ich bereits in meiner Abhandlung: »Anatomische und paläontologische Ergebnisse« erwähnte, bestehen zwei deutlich unterschiedene Lagen, eine dünne, der Chorda am nächsten gelagerte, beste-

hend aus verkalktem Hyalinknorpel und eine stärkere von endochondralem Knochen, die unzweifelhaft aus ersterer hervorging. Die Dicke dieser beiden Schichten und somit des gesammten secundären Wirbels ändert sich nicht wesentlich mit der Grösse des Gesammtwirbels und somit während des Wachsthums, sondern bleibt nahezu dieselbe. Daraus folgt, dass hauptsächlich nur an den Rändern der Wirbelhöhlung ein Wachsthum stattfinden kann, und dass somit das Gesammtwachsthum wesentlich auf dem zuerst gebildeten, primären Wirbel beruht, der ja bekanntlich vorzugsweise von dem am Wirbel zuerst sich differenzirenden Bogen gebildet wird. Darin liegt dann meiner Ansicht nach ein weiterer Beweis, dass die Stärke des secundären Wirbels im fossilen Zustande nahezu der während des Lebens entspricht. Im anderen Falle müsste sich bei vergleichender Betrachtung verschieden grosser Wirbel eine beträchtliche Dickenzunahme des endochondralen Knochens auf Kosten des verkalkten Hyalinknorpels nachweisen lassen, was aber nur in einem ausserordentlich beschränkten Maasse der Fall ist. Ferner folgt daraus, dass während des Lebens nur eine dünne Lage hyalinen Knorpels die Höhlung des amphicoelen Wirbels bekleidet haben kann, denn auf deren Kosten kann ja nur die verkalkte und die Knochenlage dicker werden. Dass eine solche wie bei den Amphibien vorhanden gewesen ist, lässt sich im fossilen Zustande noch daran erkennen, dass die Höhlen des verkalkten Knorpels gegen den Raum der Chorda und die denselben ausfüllende Gesteinsmasse nicht geschlossen, sondern vielfach offen sind (Fig. 13 *a*). In Folge dessen dringt Gestein in die Lücken, die sonst meistens durch Kalkspath ausgefüllt werden.

Die Lage verkalkten Knorpels bietet im Uebrigen nichts Besonderes dar, nur erkennt man deutlich an den rundlichen Lücken und dem Zusammenhang derselben (Fig. 13 *a*, dass die Knorpelzellen mehr oder minder zahlreich in Gruppen zusammengelegen haben müssen. Eine besondere Regelmässigkeit in der Anordnung der Knorpelhöhlen lässt sich übrigens am fossilen Wirbel weder auf dem Längs-, noch auf dem Querschliff erkennen. An gut erhaltenen Ichthyosauruswirbeln sieht man bereits mit blossem Auge die Anwesenheit verkalkten, hyalinen Knorpels an der feinen Punktirung in den Wirbelhöhlungen, resp. an den Theilen der Oberfläche des primären Wirbels, wo sich aus Hyalinknorpel hervorgegangene Elemente finden. Es ist das nicht ganz unwichtig und

uninteressant, gegenüber dem äusseren Aussehen periostaler Ablagerungen.

Die aus der verkalkten Knorpellage hervorgegangene und wie bereits erwähnt in concentrischen Schichten um die Chorda angeordnete Knochenmasse bietet in mehr oder minder grosser Ausdehnung das Bild endochondralen Knochens dar (Fig. 13 *b*). Nur die ältesten, dem primären Wirbel sich anschliessenden Theile derselben zeigen unter allen Umständen die vollkommen lamellöse Structur des bleibenden Knochens (Fig. 14 *a*), nur mit dem Unterschiede, dass die Knochenkörperchen nicht die ausgezeichnete Sternform der höheren Thiere, sondern mehr ein spindelförmiges Aussehen besitzen. In den centralen Lagen findet man vielfach Nester des anstossenden verkalkten Knorpels ohne Aenderung der histiologischen Structur eingesprengt. Uebrigens kenne ich kein Object, das so geeignet ist die Entwicklungsweise des Knochens ohne Weiteres zu demonstriren, als ein Schliff durch einen solchen fossilen Reptilwirbel. Was am lebenden Materiale durch verschiedene Entkalkungs- und Färbungsmethoden auf künstlichem Wege erreicht wird, das tritt hier in einfachster Weise zu Tage, indem bei der Fossilisirung die Unterschiede in der Structur und der physikalischen Beschaffenheit des Gewebes durch verschiedene Färbung dargestellt werden. Wir haben somit höchst beachtenswerthe, histiologische Objecte vor uns.

Was nun den die eigentliche Hauptmasse des Wirbels bildenden Primärwirbel betrifft, so deutete ich bereits in meiner wiederholt angeführten Schrift an, dass derselbe aus zwei Bestandtheilen, einem mit den Bogen und einem mit dem Perioste zusammenhängenden Abschnitte bestehe. Ich glaube jetzt nähere Aufschlüsse geben zu können, will aber dabei von vorn herein hervorheben, dass das Beobachtungsmaterial zu klein ist um alle Detailfragen und namentlich die speciellen Verhältnisse der mit den Rippen in Zusammenhang tretenden unteren Bogen endgültig zu erledigen. Kommenden Untersuchungen und Untersuchern muss da Vieles überlassen bleiben, und ich verfehle nicht darauf aufmerksam zu machen, dass nicht alle Ichthyosauruswirbel in gleicher Klarheit und Reinheit die in Betracht kommenden Eigenthümlichkeiten zeigen. Der Erhaltungszustand der Gewebe ist durchaus nicht überall der gleiche. Mir haben die Wirbel aus dem oberen Lias von Boll in Württem-

berg und die aus dem Wellendolomit von Laufenburg die besten Aufschlüsse gegeben. Sollten nun die deutschen und schweizerischen Museen weiteres Material aus diesen Fundstätten und Lagen besitzen, wobei darauf zu achten wäre, dass die Wirbel auch bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck vollkommener Erhaltung machen, so wäre eine Untersuchung von senkrechten Querschliffen durch die Mitte sowohl, wie durch die vordere und hintere Hälfte und zwar von Wirbeln des vorderen, hinteren Rumpfabschnittes und der Schwanzregion nicht allein für die vorliegende Frage entscheidend, sondern würde auch weitere Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Stellung des Ichthyosaurus im System und seiner Stammesgeschichte liefern.

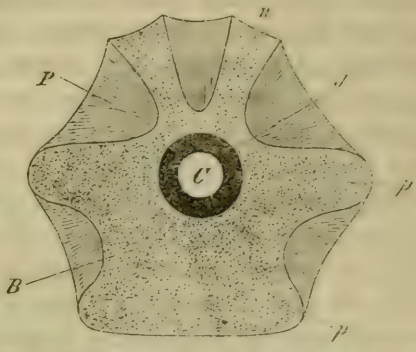
Senkrechte Querschnitte durch die Mitte von theilweise dem hinteren, theilweise dem vorderen Rumpfabschnitte angehörigen mächtigen Wirbeln von Ichthyosaurus, die ich der Güte meiner Herren Collegen Beyrich, v. Seebach und Meyer verdanke, lehren, wie ich ohne die wichtige Zuhülfenahme mikroskopischer Untersuchung annehmen zu dürfen glaube, dass die Bogen durch periostale Massen vollkommen von einander getrennt bis an den secundären Wirbel reichen. Dieselben sind dabei von in radiärer Richtung bis an den Intervertebralwirbel dringenden, mächtigen Gefässcanälen flankirt. Sie würden sich dadurch in ihrer Begrenzung noch deutlicher hervorheben, wenn nicht in gleicher Weise und beinahe mit gleichem Caliber, aber in verschiedener Zahl, Gefässe in die periostalen Keile zwischen den Bogen eindringen. Somit erinnert der Wirbel lebhaft an die derjenigen Fische und Amphibien, welche entweder beständig oder zu einer bestimmten Periode ihres Lebens ein sogenanntes Knorpelkreuz besitzen. Da nun der mittlere, centrale Abschnitt des Wirbels der älteste, zuerst gebildete ist, so wäre damit eines Weiteren die Nothwendigkeit der Ableitung des Ichthyosauruswirbels von den Wirbeln niederer Amphibien bewiesen. Es wird aber, wie gesagt, durchaus nöthig sein die Untersuchungen in oben angedeuteter Weise und mit Hülfe des Mikroskopes durchzuführen.

Anders stellt sich dagegen das Bild des Querschnittes eines vorderen Rumpfwirbels senkrecht durch einen Theil der vorderen Hälfte, den ich in dem Holzschnitte Fig. 1 skizzirt habe.

Die Bogen erscheinen in der Mitte rings um den secundären Wirbel *J* verschmolzen und nur in den äusseren zwei Dritteln der

Schnittfläche durch periostale Keile von einander getrennt. Dabei stellt sich dann ferner heraus, dass die unteren Bogen, denen die beiden Gelenkhöcker für die Ansätze der Rippenköpfchen angehören, ungemein an Ausdehnung gewonnen haben und nicht allein hoch an der Wirbelseitenfläche emporragen, sondern auch in der ventralen Mittellinie bis an die Peripherie mit einander verwachsen sind. Es zeigt dieses Bild denn auch, glaube ich, auf's deutlichste, dass die rippentragenden Fortsätze nicht wie z. B. bei den Amphibien ausser Zusammenhang mit den Hämapophysen oder unteren Bogen stehen, sondern, dass sie wie bei den Fischen und den Dipnoi Derivate derselben sind. Das beweist dann, dass die Urform des Ichthyosaurus nicht unter den jetzt lebenden Amphibien und Reptilien, sondern unter Thieren zu suchen ist, welche noch keine ausser Beziehung zu den Hämapophysen stehenden seitlichen, rippentragende Fortsätze besassen, sondern in dieser Beziehung die Charaktere ihrer den Fischen angehörigen Vorfahren bewahrten, wie sich das auch in der losen Anheftung des Beckens an das Achsenskelet documentirt. Die Bildung seitlicher Fortsätze oder Pleurapophysen, sei es, dass sie selbstständig sind, sei es, dass sie aus den oberen Bogen hervorwachsen, geht mit der Ausbildung eines sacralen Abschnittes der Wirbelsäule, mit der Fixirung des Beckens am Achsenskelet und dieses wieder mit dem Vertauschen des Wasser- mit dem Landaufenthalte und daraus folgender Benutzung der Extremitäten als Stützapparate Hand in Hand.

Fig. 1.




*C* Chordaraum. *J* Intervertebralwirbel. *B* Bogenantheil des primären Wirbels. *P* Periostaler Wirbelabschnitt. *n* Obere Bogen. *p* Rippenhöcker der unteren Bogen.

Schon bei der Betrachtung der Querschliffe mit blossem Auge treten zwischen dem Bogen und Periostantheil des Wirbels deutlich Unterschiede zu Tage, während sich auf dem Längsschnitte ein gleichförmiges Verhalten des primären Wirbels zeigt. Die Knochenbalken verlaufen in über einander liegenden, parallelen Reihen von vorn nach hinten Fig. 1 und heben sich damit scharf gegenüber denen des intervertebralen Wirbels ab. Was den Querschliff betrifft,

so zeigt die Knochenmasse des Bogenantheils (Fig. 14 *a*) niemals in regelmässiger Weise angeordnete Balken und Lücken, sondern stellt ein gleichmässiges Netzwerk dar, während dagegen die periostalen Keile namentlich deutlich an der Peripherie entweder radiär angeordnete Knochenbalken und Lücken zeigen (Fig. 15), oder aus bogenförmig angeordneten concentrischen Lamellen bestehen, deren Convexität gegen das Innere des Wirbels gekehrt ist. An der Oberfläche des Wirbels treten die letzteren dabei als von vorn nach hinten verlaufende Streifen auf und bedingen somit auf dem Längsschnitt die bereits beschriebene, lamellöse Schichtung des primären Wirbels (Fig. 14 *b*). Ein anderes Aussehen zeigt dagegen bei ausgezeichnet erhaltenen Wirbeln der an der Oberfläche anstehende Bogentheil, mag derselbe nun als Rippentuberkel (Holzschnitt 1 *p*) oder als Bogenbasis (Holzschnitt 1 *n*) auftreten, mit dem die eigentlichen Rückenmarksspangen jedenfalls nur durch Band oder Knorpelhaft verbunden waren. An ihnen tritt dieselbe feine Punktirung, wie sie gut erhaltenen Wirbelhöhlungen eigenthümlich ist, auf. Dabei will ich aber hervorheben, dass die Seitenflächen der Rippenhöcker sowohl wie der Bogenbasen immer von einer Fortsetzung der periostalen Ablagerungen bedeckt werden.

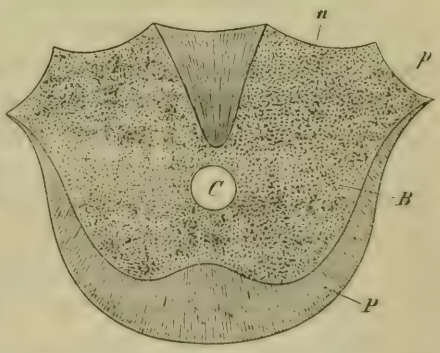
Diese Unterschiede, die sich bei der Betrachtung der Wirbeloberfläche mit blossem Auge leicht kenntlich herausstellen, beruhen darauf, dass die Knochenbalken der periostalen Schichten unmittelbar auf der Oberfläche vorliegen, während dagegen die Verbindungsflächen der Bogenbasen und der Höcker mit den Rückenmarksspangen und den Rippen von einem zusammenhängenden Lager verkalkten Hyalinknorpels bedeckt werden. Fig. 17 *a*), welches genau dasselbe Aussehen und Verhalten wie das des intervertebralen Wirbels darbietet. Diese Gleichartigkeit des Aussehens lässt dann weiter darauf schliessen, dass sich auch hier während des Lebens noch eine Lage hyalinen Knorpels befand, ob dieselbe nun eine wirkliche Knorpelhaft darstellte, oder als Ueberzug einer freien Gelenkfläche functionirte. Ersteres ist mir das Wahrscheinlichere.

Sieht man nun von diesem Mangel einer verkalkten Knorpellage an den periostalen Keilen ab, so gelingt es nicht irgend einen wesentlichen Unterschied in der Knochenstructur der beiden Bestandtheile des primären Wirbels zu entdecken. Mir scheint nur, dass der endochondrale Charakter des Bogenantheils an der Peripherie

deutlicher zu Tage tritt, während er im Centrum vollkommen verschwindet. Uebrigens bietet auch der periostale Wirbel namentlich an der Peripherie seine Besonderheiten. Besonderheiten, die lebhaft an den perichondralen Knochen erinnern (Fig. 15, 16). Während im Centrum die lamellöse Knochenstructur, allerdings mit mehr spindel- als sternförmigen Knochenkörperchen vorherrscht, sieht man an den peripheren Balken dunklere Stellen (Fig. 15 *a*, die sich bei näherem Zusehen als zwischen den Lamellensystemen gelegene Knochenmassen darstellen, die nicht geschichtet eine Anzahl dicht gedrängter, mehr in radiären Reihen gelagerter Knochenzellen enthalten (Fig. 16 *a*, also auch eine Art endochondraler Einlagerung darstellen. Sie sind wohl als Reste der Bildungszellzapfen der subperiostalen, osteoplastischen Schicht anzusehen. Ein sehr charakteristisches Ansehen bietet die periostale Knochenmasse, welche die Seitenflächen der Rippenhöcker resp. der Bogenbasen bekleidet. Sie erscheint der Oberfläche parallel streifig (Fig. 17 *b* mit den entsprechend gerichteten Knochenzellen und möchte wohl als nichts Anderes, denn als eine Masse von Bindegewebsknochen anzusprechen sein. Die Wände der Canäle für die grossen Ernährungsgefässe bieten durchaus nichts Besonderes dar.

Nach dieser Schilderung des Baues der Wirbel des Ichthyosaurus wende ich mich nun zu denen des Notho-, Plesio- und Thecodontosaurus, von denen wir ja bereits wissen, dass sie einem besonderen Entwicklungstypus angehören. In ihren äusseren Merkmalen schliessen sie sich viel mehr den jetzt lebenden Amphibien und Reptilien an, als es mit Ichthyosaurus der Fall ist, trotzdem sie in viel entfernterem Grade mit ihnen verwandt sind. Da zeigt sich dann wieder einmal wie wenig ausschlaggebend in stammesgeschichtlicher Beziehung äussere Merkmale sind, und wie wir ohne Zuhülfenahme der Histiologie und Entwicklungsgeschichte auf einem durchaus schwankenden Boden stehen.

Fig. 2.




*C* Chordaraum. *B* Bogenantheil des Wirbels. *P* Periostwirbel. *p* Seitenfortsatz (Pleurapophyse) für die Rippe. *n* Oberer Bogen.

Mit Ausnahme am Schwanze betheiligen sich die unteren Bogen an dem Aufbau des Wirbels gar nicht. Die Entwicklung derselben wird vielleicht vollkommen unterdrückt und an ihre Stelle treten die oberen Bogen *n*. Jedenfalls lässt sich am erwachsenen Wirbel nicht mehr bestimmen, ob und welchen Antheil am Bogenabschnitt des Wirbels eine etwaige rudimentäre untere Bogenanlage hat. Sie wäre dann in dem ventralen, unter dem Chordaraum *C* gelegenen Abschnitt, der aber unter allen Umständen mit den Neurapophysen *n* verwächst, zu suchen und dem hypochordalen Knorpel der Anuren homolog zu setzen. Die Frage lässt sich selbstverständlich an fossilen Wirbeln nicht mehr lösen, vielleicht dass Untersuchungen an anderen ausgestorbenen Sauriern zum Ziele führen.

Die Rippen werden nicht von den unteren Bogen aus gebildet oder treten mit solchen in gelenkige Verbindung, sondern verbinden sich entweder direct mit den oberen Bogen oder mit Fortsätzen derselben, den seitlichen oder Pleurapophysen *p*, welche vielleicht, und damit schliesse ich mich den Anschauungen vor Allem Götte's[1] an, primär nichts weiter sind als Auswüchse der Neurapophysen. Damit soll nun der Frage nach der Entstehung der Rippen durchaus nicht vorgegriffen werden, da ich deren Lösung von bereits begonnenen Untersuchungen meines Assistenten, des Herrn Dr. Fick erhoffe.

Diese regressive Metamorphose der unteren Bogen und der aus ihnen entstehenden Rippenfortsätze und das Eintreten der oberen Bogen mit ihren seitlichen Ausläufern in die Bildung der Stützspangen der Leibeshöhle gibt zu denken und ich nehme keinen Anstand als begleitendes und vielleicht ursächliches Moment die Ausbildung eines mit dem Achsenskelet in festem Zusammenhange stehenden ventralen Verschlusses der Leibeshöhle von Seiten des Beckens, sowie die Ausbildung eines Sternal- resp. eines ventralen Knochenapparates anzusehen. Treten diese Bildungen frühzeitig auf, so wird die Leibeshöhle bei solchen Thieren, gegenüber den Fischen, Dipnoi und Ichthyosaurii, bei denen die ventralen Schlussstücke entweder fehlen, oder nur lose mit den Rippen verbunden sind (Ichthyosaurus), bei denen ferner unter allen Umständen nur eine lose Verbindung

[1] Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.

des Beckengürtels mit dem eigentlichen Skelet vorhanden ist, in ihrer Ausdehnungsfähigkeit beschränkt. Dem entsprechend möchte das Hineinwachsen unterer Bogen oder Hämapophysen in die Wand der Leibeshöhle unmöglich gemacht werden, besonders wenn man das allseitige Wachsthum der eingeschlossenen Organe berücksichtigt. Sie gehen in ihrer Ausbildung immer mehr zurück, nehmen wie bei den Anuren den Charakter eines hypochordalen Knorpelstückes an und die Rippen treten nicht mehr mit ihnen in Verbindung, werden gleichsam durch den Wachsthumsdruck der Eingeweide dorsalwärts verschoben. Verschwinden nun etwa secundär die ventralen, abschliessenden Knochenmassen, wie es z. B. bei den Schlangen mit dem Sternalapparate resp. dem Schulter- und Beckengürtel der Fall ist, oder entwickelt sich wie bei den Amnioten ausserhalb des Bereiches der Leibeshöhle zwischen Kopf und vorderem Extremitätengürtel die Halswirbelsäule, bei der es nicht zur vollen Ausbildung und zum ventralen Verschlusse visceraler Spangen kommt, so kann es wieder zur Ausbildung unterer, den Hämapophysen homologer Wirbelfortsätze Hypapophysen kommen und zwar ganz besonders dann, wenn sie zum Ansatze kräftig entwickelter sub- oder praevertebraler Muskulatur dienen können. Dass dieselben aber nur im vorderen Theile des Rumpfskeletes, nicht dagegen im hinteren secundär wieder zur Ausbildung kommen, dafür liegt meiner Ansicht nach der Grund darin, dass der im Zusammenhange mit dem Achsenskelet stehende Beckengürtel am seltensten und zugleich von allen ventralen Verschlussstücken des Leibesraumes zuletzt verschwindet und im Uebrigen die geringsten einschneidenden Veränderungen zeigt. Sehr wichtig und interessant wäre es zu untersuchen wie sich die Dicynodonten oder Theriodonten nach R. Owen, von denen ich ja annehmen musste, dass sie dem Typus des Plesiosaurus etc. folgen, mit Bezug auf die einschlägigen Fragen verhalten, wie weit eine Ausbildung oder Rückbildung oder gar ein Mangel unterer Bogen vorhanden ist und in welchem Verhältniss somit die Visceralspangen zu den Bogentheilen des Achsenskeletes gestanden haben. Die Meisten schliessen sich, wie mir aus den R. Owen'schen [1]) Abbildungen hervorzugehen scheint, am nächsten an Nothosaurus an, jedoch wäre ganz besonders auch Pareiosaurus bezüglich des Vorhandenseins unterer Bogen zu untersuchen.

[1] Descriptive and illustrated Catalogue of the fossil Reptilia of South Africa. London 1876.

Bevor ich nun die feinere Structur der Wirbel von Notho-, Plesio- und Thecodontosaurus, dessen Untersuchung ich der Freundlichkeit meines Herrn Collegen Zittel verdanke (Fig. 6, 7, 8, 9) und von dem noch ein weiterer im münchener Museum aus dem Kimmeridge clay (Tönjesberg bei Hannover) vorhanden ist, sowie ein gleicher, für den ich meinem verehrten Collegen v. Seebach in Göttingen dankbar bin, und der wahrscheinlich ebenfalls dem Kimmeridge clay bei Hannover angehört (Fig. 10 u. 11), schildere, wäre die Frage aufzuwerfen, in wie weit es möglich ist bei diesen Reptilien noch Reste der Chorda nachzuweisen. Während es mir weder bei Notho- noch bei Plesiosaurus gelang irgend eine Spur des Chordagewebes mit Sicherheit aufzufinden, so glaube ich dagegen bei Thecodontosaurus im Centrum des Wirbels eine solche als Homologon des Chordaknorpels gefunden zu haben (Fig. 24 *a*). Es ist ein an den Enden etwas verdickter, cylindrischer Strang verkalkten Knorpels, dessen Zellen rundlich und dicht gedrängt in Reihen hintereinander gelagert erscheinen, wie es in ähnlicher Weise auf der ersten Tafel der Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule im Chordaknorpel von Gegenbaur gezeichnet wird. Es scheint mir dieser Umstand besonders auch insofern von Interesse zu sein, als dadurch die frühzeitige Abzweigung der Ornithosceliden vom gemeinsamen Stamme und deren selbständige Stellung gegenüber den beiden anderen Reptilformen angezeigt wird. Wie wichtig es wäre die Pterosaurii und die Odontornithen auf ähnliche Verhältnisse zu prüfen, brauche ich wohl nicht erst besonders hervorzuheben.

Was nun zunächst denjenigen Theil des Wirbels betrifft, welcher in seiner Lage vollkommen dem intervertebralen oder secundären Wirbel des Ichthyosaurus und der jetzt lebenden Amphibien und Reptilien gleicht, allein, wie wir wissen, der eigentliche primäre Wirbel ist, welcher ja von den Bogen aus gebildet wird, so zeigt derselbe in histiologischer Beziehung bei allen drei von mir untersuchten fossilen Reptilien im Wesentlichen denselben Bau. Dabei bietet namentlich Nothosaurus auf dem Längsschliffe bereits mit blossem Auge sichtbare Eigenthümlichkeiten, die eine entschiedene Stütze für die von mir in der früheren Abhandlung[1] geäusserte Ansicht abgeben, dass die Entwicklung dieses Wirbelabschnittes im Gegensatz zu der des intervertebralen Wirbels vom Centrum aus

[1] l. c

gegen die Peripherie also nach vorn resp. hinten stattfindet. Ist diese Ansicht richtig und findet bei irgend einem der ausgestorbenen Thiere die Entwicklung nicht gleichmässig, sondern in Intervallen bald stärker, bald schwächer statt, so muss auf dem Längsschnitte eine Summe hinter einander gelagerter, senkrechter Lamellen zu Tage treten. Das ist nun in der That beim Nothosaurus der Fall. Freilich zeigen nicht alle Wirbel aus allen Fundorten mit gleicher Deutlichkeit diesen wichtigen und interessanten Bau, bei einigen tritt er aber in augenfälliger Weise zu Tage. Die schönsten Bilder haben mir die, wie es scheint, durch eine Mangan- oder Eisenverbindung gefärbten Wirbel aus dem Muschelkalke von Tarnowitz, die ich der Güte meines Herrn Collegen Römer verdanke und aus dem oberen Muschelkalke der Vogesen, für die ich meinem Herrn Collegen Meyer in Zürich verbunden bin, sowie aus der Lettenkohlengruppe des Keupers bei Molsdorf (Thüringen), die mir Prof. Beyrich gütigst überliess, geliefert. Die Schichten zeichnen sich dadurch aus, dass sie abwechselnd weite und enge Knochenhöhlen umschliessen. Im Uebrigen wüsste ich bei allen drei Reptilformen keine hervorragenden Unterschiede im Bau des in Frage stehenden Wirbelabschnittes hervorzuheben.

Eine nicht ganz unwichtige Frage ist nun die, umgibt dieser von den Bogenanlagen gebildete Theil des Wirbels im Centrum desselben, also in dem meiner Ansicht nach zuerst gebildeten, ältesten Theile, die Chorda oder den Chordaknorpel vollständig, oder sind die Bogenanlagen dort getrennt und verschmelzen erst peripher um die Rückensaite? Für Thecodontosaurus vermag ich die Frage positiv in ersterem Sinne zu beantworten und für Nothosaurus und Plesiosaurus ist es mir im höchsten Grade wahrscheinlich, obgleich bei diesen Thieren noch eingehendere Untersuchungen angestellt werden dürften. Die secundären, periostalen Ablagerungen würden also auch bei ihnen weder in der dorsalen noch in der ventralen Mittellinie bis in das Wirbelcentrum und somit bis an die Rückensaite reichen können.

Die beiden Bestandtheile des secundären Wirbels des Ichthyosaurus, verkalkter Hyalinknorpel und endochondraler Knochen zeigen sich auch an dem Bogenabschnitte der Wirbel dieser Thiere, nur hat bei ihnen der endochondrale Knochen eine ausserordentlich viel grössere Ausdehnung, als es bei dem Ichthyosaurus der Fall ist. Wo nur die Bogen den Wirbelkörper knöchern zusammensetzen

findet sich endochondraler Knochen (Fig. 24 *b*, Fig. 25), ob das Thier jung oder erwachsen war und in diesem Stehenbleiben des Gewebes auf einer niederen Entwicklungsstufe scheint mir ein weiterer Beweis für die niedere Herkunft und Stellung dieser Thiere zu liegen. Anderenfalls hätte überall die Umwandlung des endochondralen in lamellösen Knochen stattfinden müssen. Am ausgedehntesten erscheinen (Fig. 18 *a d)* und das stimmt ja mit dem Alter der paläontologischen Funde in vorzüglicher Weise überein, die endochondralen Massen bei Nothosaurus, während sie bei Plesiosaurus (Fig. 20, 22) ähnlich wie bei Ichthyosaurus mehr durch lamellösen Knochen verdrängt sind. Thecodontosaurus, der ja auch bezüglich der Erhaltung von Chordaresten eine niedere Stellung einnimmt, zeigt dagegen trotz der Gelenkflächenbildung seiner Wirbelkörper auch darin eine niedere Stufe, dass die endochondralen Massen sehr stark hervortreten, während der lamellöse Knochen nur sparsam entwickelt ist (Fig. 24 *b*, 25).

Die dünne Lage verkalkten Hyalinknorpels, welche ganz besonders schön, deutlich und zusammenhängend bei Plesiosaurus (Fig. 20 *a*), der meist besser conservirt in meine Hände gelangte, die Gelenkflächen bedeckt, bietet genau dieselben Verhältnisse wie bei Ichthyosaurus dar und zeigt nirgends erhebliche Dickenunterschiede. Die Knorpelhöhlen der Oberfläche sind offen und verleihen ihr dasselbe feingenetzte Aussehen. Daraus lässt sich denn auch hier mit vollkommener Bestimmtheit auf die Anwesenheit eines Ueberzuges von Hyalinknorpel während des Lebens schliessen. Wie weit nun bei Notho- und Plesiosaurus dieser Knorpel eine Knorpelhaft zwischen den einzelnen Wirbeln oder einen Ueberzug einer freien Gelenkfläche, wie es bei Thecodontosaurus unzweifelhaft der Fall war, bildet, lässt sich am fossilen Wirbel nicht mehr mit völliger Sicherheit feststellen. Ich für meine Person bin geneigt auch bei ihnen eine freie Gelenkbildung anzunehmen, weil die Ränder der Flächen aufgeworfen und so abgesetzt erscheinen, wie man das bei Wirbeln mit freien Gelenkflächen zu sehen gewohnt ist. Uebrigens möchte ich ohne weiteren Commentar auf die bildliche Darstellung (Fig. 18 *a d*, 22 des endochondralen Knochens von Nothosaurus und Plesiosaurus verweisen. Ich kenne kein, selbst lebendem Gewebe entnommenes Object, welches sich an Schönheit und Klarheit mit einem Dünnschliff durch diesen Wirbelbestandtheil namentlich des Nothosaurus vergleichen liesse (Fig. 18).

Wie nun die Gelenkflächen der Wirbelkörper mit einer Lage verkalkten Hyalinknorpels bedeckt sind, so ist dasselbe auch mit den Flächen des Bogentheiles der Fall, mit welchen die freien Theile der Neurapophysen resp. die Rippen in Verbindung treten. Namentlich bei Plesiosaurus (Fig. 23 *a*) tritt eine gewisse regelmässige Structur, eine Art säulenförmiger Anordnung der Knorpelhöhlen, wie wir solche von den Gelenkenden der Röhrenknochen höherer Thiere her kennen, zu Tage.

Was nun den periostalen Wirbelkörperabschnitt betrifft, so bietet derselbe eben so wenig, wie der Bogenantheil desselben bei den drei hier in Betracht kommenden Reptilien, irgend welche erheblichen Formunterschiede dar. Wenn mir auch keine Querschnitte resp. Querschliffe von Thecodontosaurus zu Gebote standen, so zeigt doch die Betrachtung des Längsschnittes[1]) sowohl, wie die der Wirbeloberfläche (Fig. 26), dass keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den Bildern der Quer- und Längsschnitte des Notho- und Plesiosaurus[2]) vorhanden sein können. Wenigstens an den Rumpfwirbeln bedeckt der periostale Antheil auf der ventralen Fläche vollkommen den wesentlich oder vielleicht sogar ausschliesslich den oberen Bogen angehörenden Abschnitt (siehe Holzschnitt 2) und keilt sich in der Mitte etwas in denselben ein. Dorsalwärts liegt der Bogenantheil frei zu Tage und nur in der Mittellinie und namentlich in der Mitte zeigt sich ein tief einschneidender, periostaler Keil (Holzschnitt 2. Fig. 26). An der ventralen Fläche ist das Bild somit ein wesentlich anderes, wie beim Ichthyosaurus (vergleiche die beiden Holzschnitte), während die dorsale sich schon ähnlicher gestaltet: nur dass hier die oberen Bogen eine ungemein viel mächtigere Entfaltung wie beim Ichthyosaurus gewinnen, und somit die periostalen Massen in den Hintergrund drängen. Uebrigens werden die Seitenflächen der Bogenbasen sowohl, wie der Rippenhöcker in gleicher Weise wie beim Ichthyosaurus von periostalen Ablagerungen bedeckt. Die ungleiche Vertheilung periostaler Massen in der ventralen und dorsalen Mittellinie tritt übrigens auf dem mittleren, senkrechten Längsschnitte der Wirbel aller drei Reptilien[3]) deutlich zu Tage. Die kleinere ist immer die ventrale.

---

[1]) Anatomische und paläontologische Ergebnisse. Taf. I.
[2]) l. c. Taf. I.
[3]) l. c. Taf. I.

Die periostalen Massen, welche sich, nachdem die Bogen perichordal verschmolzen sind, theilweise auf denselben ablagern, theilweise zwischen sie eindringen, haben mich in ihrer Structur auf das Lebhafteste beschäftigt und interessirt, weil durch das Verhalten derselben wiederum der Beweis des Ursprunges dieser Thiere aus niederen Amphibienformen geliefert werden kann, und weil sich ferner wiederum eine erfreuliche Uebereinstimmung der anatomischen und paläontologischen Befunde ergibt, insofern bei Nothosaurus und Thecodontosaurus dem früheren Auftreten derselben zur triassischen Periode eine histiogenetisch niedere Zusammensetzung des periostalen Wirbels entspricht. Plesiosaurus bietet dagegen bereits eine höhere Stufe der geweblichen Zusammensetzung dar, ähnlich der bei Ichthyosaurus. Bei ersteren findet sich Bindegewebe, bei letzteren perichondraler Knochen.

Die Grenze zwischen dem Bogen und dem periostalen Antheil des Wirbelkörpers tritt namentlich auf dem Längsschnitt in Gestalt der Kreuzlinie deutlich zu Tage[1]). Ebenso deutlich zeigt sich auch in der gröberen Zusammensetzung die Art und Weise des Wachsthums der periostalen Schicht. Während der Bogenantheil wie erwähnt aus hinter einander gelegenen Schichten besteht, findet man bei dem periostalen über einander, dorsoventralwärts gelagerte Schichten[2]). Das zeigt sich besonders deutlich bei Plesiosaurus. Notho- und Thecodontosaurus zeigen aber, namentlich bei der Betrachtung des Längsschnittes[3]) noch etwas Besonderes (Fig. 19, 26). Durch die ganze periostale Masse zieht eine radiäre Streifung, die, wie ein Querschliff[4]) lehrt, bei Plesiosaurus nur auf die Peripherie beschränkt ist. Daraus lässt sich ein weiterer Schluss auf die Art der Entwicklung der Wirbel und auf die Richtigkeit der in der früheren Arbeit geäusserten Ansichten über die Beziehungen der Bogen und der skeletogenen Schicht machen. Die Bogen müssen zuerst gebildet sein, die centrale, vertebrale Einschnürung der Chorda verursacht und dem Wirbel den ursprünglichen amphicoelen Charakter aufgeprägt haben, wobei dann die freien Bogentheile seitlich stark vorwucherten, divergirten und somit zwischen sich in der dorsalen und ventralen Mittellinie einen keilförmigen Zwischenraum erzeugten, der sich bei dem Wachsthum der Bogen immer mehr vertiefen

---

[1]) l. c. Taf. I. [2]) l. c. Taf. I. [3]) l. c. Taf. I.
[4]) l. c. Taf. I.

musste. Tritt nun wie bei Notho- und Thecodontosaurus die periostale Ausfüllungsmasse als Bindegewebsknochen, als directe Verknöcherung des bindegewebigen Periostes auf, so müssen die Ablagerungen parallel den Flächen der divergirenden Bogentheile sich ablagern und die periostalen Keile müssen somit einen radiärstreifigen Charakter annehmen, während die Schichtung mit dem unterbrochenen Wachsthum der Bogen zusammenhängt. Geht dagegen wie bei Plesiosaurus die Ausfüllungsmasse aus einer subperiostalen oder osteoplastischen Schicht hervor, tritt sie also als perichondraler Knochen auf, so ist es nicht nöthig, namentlich dann, wenn die osteoplastische Schicht eine nicht unbedeutende Dicke besitzt, dass die Umwandlung in Knochen, die Ablagerung derselben in den Flächen der Bogen parallelen Lagen geschieht, sondern die Knochenmasse kann eine selbständige Anordnung zeigen und nur die Schichtung in übereinander folgenden Lagen muss beibehalten werden, da das Wachsthum des Periostes und der periostalen Ausfüllungsmasse dorsoventralwärts gleichen Schritt hält. Im ersteren Falle kann es auch nicht überraschen, wenn der keilförmige Zwischenraum zwischen den Bogen namentlich dorsal nicht vollkommen ausgefüllt wird, sondern wenn, wie es bei Thecodonto- und Nothosaurus der Fall (Fig. 7, 11) ist, in der dorsalen Mittellinie eine mehr oder minder tiefe, keilförmige Einsenkung bleibt.

Der periostale Wirbel bei Notho- und Thecodontosaurus besteht also aus der niedersten Form des Knochengewebes, aus Bindegewebsknochen oder osteoider Substanz (Fig. 19, 26 *a c*) mit der Faserrichtung entsprechenden, radiär eindringenden Gefässen. Während ihrer Umwandlung zu Knochenzellen behalten die Bindegewebskörperchen bei Thecodontosaurus mehr den ursprünglichen Charakter einfacher Spindeln (Fig. 26), während sie dagegen bei Nothosaurus in sternförmige Knochenkörperchen umgewandelt sind (Fig. 21). Diesem Stehenbleiben des periostalen Knochens auf einer niederen geweblichen Stufe entspricht auch das ausserordentliche Ueberwiegen endochondraler Massen im Bogentheil des Wirbels (Fig. 24 *b*, 25) und beweist somit gegenüber der höheren Entwicklung des Gewebes bei Nothosaurus, dass diese beiden triassischen Geschlechter nicht in directen verwandtschaftlichen Zusammenhang zu bringen sind, sondern dass sie verschiedene Stammformen besitzen. Nothosaurus könnte sich ja nur aus Thecodontosaurus entwickelt haben, allein es kommt nicht vor, dass sich plane oder gar leicht amphicoele Wirbel aus pro- oder opistocoelen entwickeln. Die

Stammformen sind natürlich in weiter zurückliegenden Erdperioden zu suchen.

Bemerken möchte ich nun noch, dass wenn auf dem in Fig. 26 dargestellten Stücke eines mittleren Längsschnittes innerhalb des periostalen Wirbels Nester von Knorpelknochen eingesprengt sind, so hängt das nicht mit der korpligen Präformirung desselben zusammen. Bei Notho- und vor Allem Thecodontosaurus buchten sich die oberen Bogen stark gegen die Medianebene vor, und somit ist es begreiflich, dass wenn, wie es leicht möglich, ein Theil der Schnittfläche etwas seitlich von der Mittellinie fällt, Theile derselben im periostalen Wirbel eingesprengt erscheinen. Die Faserstructur zeigt sich sowohl bei Notho- wie bei Thecodontosaurus ganz besonders deutlich in der Grenzlage zwischen Bogen und Periostwirbel (Fig. 18 *b*, 26 *c*). Von Plesiosaurus habe ich bereits hervorgehoben, dass sich der periostale Wirbel genau wie bei Ichthyosaurus verhält. Während sich an der Oberfläche reiner periostaler Knochen befindet (Fig. 21), geht derselbe in der Tiefe allmälig in perichondralen, resp. lamellösen Knochen über.

Breslau, April 1878.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XXIV.

Fig. 1. Gr. $^{8}/_{1}$. Unterkieferzahn eines Menobranchus lateralis.
Fig. 2. Gr. $^{12}/_{1}$. Derselbe ohne Fussplatte.
Fig. 3. Gr. $^{16}/_{1}$. Unterkieferzahn ohne Fussplatte eines Menopoma alleghaniense.
Fig. 4. Gr. $^{4}/_{1}$. Unterkieferzahn eines Cryptobranchus japonicus.
Fig. 5. Gr. $^{12}/_{1}$. Derselbe ohne Fussplatte. *a* Krone. *b* Mittelstück. *c* Fussplatte.
Fig. 6. Natürl. Gr. Seitenansicht eines Wirbels von Thecodontosaurus Zone der avicula contorta [Ilminster England] [Museum München]).
Fig. 7. Natürl. Gr. Derselbe von der dorsalen Fläche gesehen.
Fig. 8. u. 9. Gr. $^{2}/_{1}$. Derselbe von den Gelenkflächen gesehen mit der Andeutung des Chordaknorpels im Centrum.
Fig. 10. Wirbel eines Thecodontosaurus wahrscheinlich aus dem Kimmeridgeclay bei Hannover (Museum Göttingen) von der Seite gesehen.
Fig. 11. Derselbe von der dorsalen Fläche.
Fig. 12. Chordarest eines Wirbels von Ichthyosaurus aus dem Wellendolomit Laufenburg (Museum Zürich). *a* Chordaknorpel. *b* Anhängender Rest des intervertebralen Wirbels.
Fig. 13. Stück des secundären Wirbels eines Ichthyosaurus von Boll Württemberg). *a* Verkalkter Knorpel. *b* Endochondraler Knochen. *c* Gesteinreste.

## Tafel XXV.

Fig. 14. Schwache Vergrösserung. Stück eines Längsschliffes desselben Wirbels. *a* Secundärer, *b* primärer Wirbel.
Fig. 15. Schwache Vergrösserung. Stück eines Querschliffes durch denselben Wirbel. Periostaler Antheil desselben mit endochondralen Einlagerungen *a*.
Fig. 16. Ein Stück des Querschliffes durch den periostalen Antheil desselben Wirbels stärker vergrössert, mit der endo- oder perichondralen Einlagerung *a*.
Fig. 17. Stück eines Querschliffs desselben Wirbels Bogenantheil des primären Wirbels an der Einpflanzungsstelle der Rückenmarksspangen.

*a* Verkalkter Knorpel an der Einpflanzungsstelle der Bogen. *b* Periostale Ablagerungen von Bindegewebsknochen.

## Tafel XXVI.

Fig. 18. Stück eines Längsschliffes von Nothosaurus mirabilis aus dem oberen Muschelkalk (Tarnowitz, Schlesien) (Museum Breslau). *a* Lamellöser Knochen des Bogenantheils des Wirbels. *b* Grenzschicht des Bogenantheils des Wirbels und des periostalen Wirbels. *c* Bindegewebsknochen des periostalen Wirbels. *d* Endochondrale Einlagerungen in den Knochen des Bogenabschnittes.

Fig. 19. Bindegewebsknochen des periostalen Wirbels desselben Nothosaurus.

Fig. 20. Stück eines Längsschliffes durch den primären oder Bogenwirbel eines Plesiosaurus aus dem unteren Lias (Lyme regis England) (Museum München). *a* Verkalkter Knorpel. *b* Endochondraler Knochen.

Fig. 23. Stück eines Querschliffes desselben Wirbels an der Einpflanzungsstelle der Rückenmarksspangen. *a* Verkalkter Knorpel. *b* Lamellöser Knochen des Bogenantheils des Wirbels.

Fig. 25. Schwache Vergrösserung. Endochondrale Knochenmasse des Bogenantheils desselben Wirbels (Längsschliff). *a* Endochondrale Massen. *b* Lamellöser Knochen.

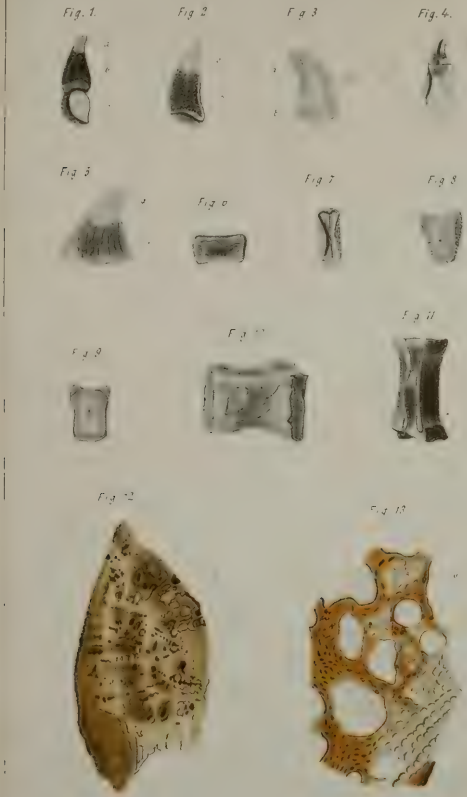
## Tafel XXVII.

Fig. 21. Stück eines Querschliffes durch die Peripherie desselben Wirbels. Periostale Knochenmassen.

Fig. 22. Endochondraler Knochen des Bogenantheils desselben Wirbels. *a* Lamellöser Knochen. *b* Endochondrale Einlagerungen.

Fig. 24. Stück eines Längsschliffes durch den Wirbel von Thecodontosaurus aus der Zone der avicula contorta (Ilminster England) (Museum München). *a* Chordaknorpel. *b* Endochondrale Knochenmasse des Bogenantheils des Wirbels.

Fig. 26. Stück eines Längsschliffes durch den periostalen Antheil desselben Wirbels. *a* Bindegewebsknochen des periostalen Wirbels. *b* Einlagerungen des Bogenantheils. *c* Faserknochen an der Grenze des Bogenantheils des Wirbels. *d* Endochondraler Knochen des Bogenantheils.




Hasse & Ashmann bel. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig Lith. Anst. v. J. G. Fuchs Leipzig

Fig. 14.

Fig. 15.

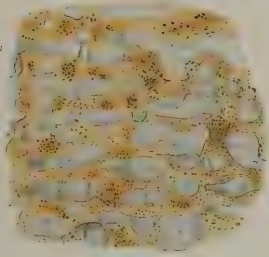
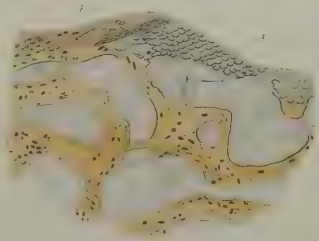


Fig. 16.

Fig. 17.



Hasse L. Assmann del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Fig 16

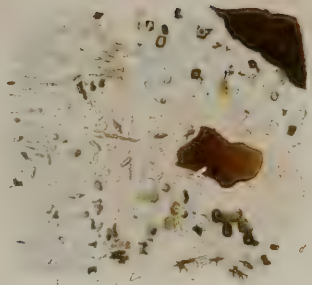



Fig. 14 c b a

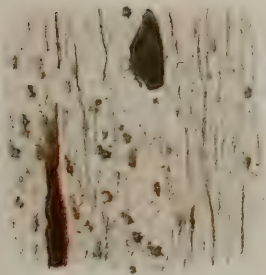


Fig 23

Fig 25

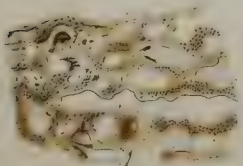



Fig 20

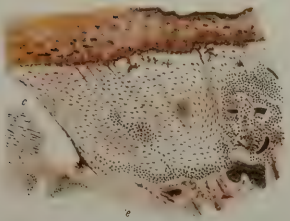
Verlag v. W. Engelmann, Le...

Fig. 21.

Fig. 22

Fig. 24

Fig. 26




Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

# Kleinere Mittheilungen.

**Christian Gottfried Ehrenberg,** ein Tagewerk auf dem Felde der Naturforschung des neunzehnten Jahrhunderts. Von JOHANNES HANSTEIN. Bonn 1877.

Es ist stets eine erfreuliche Erscheinung wenn den Zeitgenossen Gelegenheit wird, den Blick auf die Vergangenheit zu richten und in dem Lebensbild eines bedeutenden Forschers auch das Bild des Zustandes der Wissenschaft zu erkennen, welche jenem einen Umschwung zu danken hat. Ist doch die Lebensgeschichte der Forscher zugleich die Geschichte der Forschung selbst, beide sind untrennbar. Denn was immer Impulse gab zur Förderung von Neuem, oder zur Umgestaltung von Bestehendem, es kann nur verstanden werden, wenn uns die Geschichte die Träger der Fortschritte kennen lehrt und damit die oft verborgenen Quellen erschliesst, aus denen jene Antriebe flossen, und die zuweilen unscheinbaren Bedingungen aufdeckt, durch die sie wirksam wurden.

Mit solchen Vorstellungen begrüssten wir die oben benannte biographische Skizze. Sie zeigt uns einen Mann dessen Bedeutung nicht blos für die Zoologie schwer in die Waagschale fällt. In C. G. EHRENBERG vereinten sich noch alle naturgeschichtlichen Disciplinen, wir sehen sie von ihm nicht etwa blos vertreten, sondern auch in wahrhaft bahnbrechender Weise gefördert. In wie längst vergangene Zeit versetzt uns diese Vielseitigkeit, wenn wir heute, selbst für Bruchtheile jener Fächer, besondere Lehrstühle antreffen! Aber auch welcher Wechsel der Scenerie in der Wissenschaft!

Die Schrift führt uns nach einer allgemeine Punkte berührenden Einleitung durch die Jugendjahre EHRENBERG's in die Zeit, da sich dem Strebenden allmälig die Richtung der späteren Thätigkeit bestimmte, und bewusste Ziele hervortraten. Wir folgen ihm auf weite Reisen sowie in die stille Werkstatt seiner heimischen Forschungen, und sehen den Schatz der Erfahrungen wachsen, der sich unserem Forscher vorzüglich in dem unermesslichen Bereiche niederer Lebensformen erschloss. Dem Interesse, welches die pietätsvolle Darstellung der Thätigkeit EHRENBERG's in dieser Schrift erweckt, mischen sich jedoch, leider! andere Empfindungen bei, sobald wir zu jenem Theil gelangen, in welchem der Ton der Darstellung in aggressive Polemik umschlägt. Was wir da lesen scheint auf den Eindruck berechnet, als ob die Entdeckungen EHRENBERG's von den Zeitgenossen verkannt, die grossen Verdienste desselben mit Geringschätzung und Missachtung behandelt worden seien, während er selbst offen und rückhaltlos treffende Verbesserungen von Jedem, auch von seinen Schülern annahm und stets bereit war mit Jedem seine Ansichten zu discutiren. In der That sind es schwere Anklagen, die jener Theil des Schriftchens in die Welt gehen lässt, Anklagen, gegen Männer erhoben, welche die Wissenschaft

gerade auf jenen Gebieten, die von Ehrenberg bearbeitet wurden, zu ihren hervorragendsten Förderern zählt. Gegen diese Anklagen ein Wort des Protestes zu erheben erscheint als Pflicht, deren Unterlassung einer Zustimmung zu jenen Beschuldigungen und einer Anerkennung der irrigen Darstellung gleichkäme.

Auf Grund der uns vorliegenden Kundgebungen Ehrenberg's in den Monatsberichten wie in den Abhandlungen der Berliner Akademie können wir behaupten und werden es, falls dazu Anlass käme, erhärten, dass jene »leichtfertig geführten Angriffe«, von denen der Verfasser spricht, gegen die von Ehrenberg mit Hartnäckigkeit festgehaltenen, heute gewiss von keinem einzigen Forscher mehr vertretenen Angaben über die Organisation jener niederen Lebensformen gerichtet waren. Wir müssen auch betonen, dass es sich hiebei nicht um Fragen untergeordneter Art handelte, sondern um solche von fundamentalster Bedeutung, und diese haben wir im Sinne wenn wir nicht zugeben können, dass man nicht »berechtigt war, Ehrenberg so hart zu tadeln, dass er gewisse factische Beobachtungen in ihrer Allgemeinheit überschätzt hat«. Es handelte sich um eine neue Auffassungsweise der Organisation, um die Geltendmachung eines bedeutsamen Fortschrittes, der den niederen Lebensformen den höheren gegenüber eine andere Stellung zuwies. Wenn niedere Organismen einen Organisationsbefund erkennen lassen, der sie mit einem Formelement höherer, mit einer Zelle, vergleichen lässt, so sind die in ihnen bestehenden Differenzirungen gewiss keine Organe in dem Sinne wie solche, aus Zellen zusammengesetzt, bei höheren Organismen bestehen. Die Zellenfrage bildet den Angelpunkt, um den sich jene Auffassung dreht. Daher sehen wir Ehrenberg's Opposition auch gegen die Zellentheorie gerichtet, die von ihm als »in ihrer Basis zwar glücklich, ihrer Wirkung viel Unheil stiftend« bezeichnet wird. Gar sonderbar klingt es wenn wir lesen wie Ehrenberg seine Arbeiten der Verbesserung für fähig hält, wie er zugibt, dass er seine Untersuchungen nicht als von ihm abgeschlossen betrachte, wie er aber dann jede, neue Bahnen eröffnende Arbeit als einen Irrthum zurückweist. Jene Captatio wird dadurch ihres Werthes entkleidet, und es wäre eine arge Täuschung, daraus ein factisches Zugeständniss an die Fortschritte der Wissenschaft ableiten zu wollen. Gerade in allen wesentlichen Punkten ist ein solches Zugeständniss nirgends gemacht worden und alle Erweiterungen unserer Erkenntniss im Bereiche jener niederen Organismen begegnen bei Ehrenberg dem allerentschiedensten Widerspruch. Jedem Leser jener zahllosen von Ehrenberg ausgegangenen Angriffe dürfte es schwer halten eine andere Meinung zu gewinnen als die, dass Ehrenberg die von ihm begonnenen Untersuchungen auch wirklich für abgeschlossen hielt und dass er in der Vorstellung beharrte, dass Alles Neuere Irrthum oder Entstellung von ihm längst ermittelter Thatsachen wäre.

Wenn es ein grosser Fehler ist, dem jeweils Neuen allein Berechtigung zuzugestehen, und den älteren Erwerb der Wissenschaft deshalb für geringer zu achten, weil er allmälige Umgestaltungen erfuhr, oder aus dem helleren Vordergrund der Tagesfragen sich zurückzog, so ist es kein minderer Irrthum in einem Wissensgebiete einen Abschluss anzunehmen, und alles Neue als unberechtigt zurückzuweisen. Letzteres sehen wir aber von Ehrenberg geübt und dafür plaidirt das besprochene Werkchen in so zuversichtlichem Tone, dass wir ihm dieses Theils entgegentreten mussten.

C. Gegenbaur.

# Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische.

Von

**Dr. J. Brock,**

Assistent a. zootom. Institut. d. Univ. Erlangen.

Mit Tafel XXVIII u. XXIX.

## I. Einleitung.

Die Geschlechtsorgane der Fische sind schon oft Gegenstand anatomischer Untersuchungen gewesen und es lässt sich nicht läugnen, dass eine Reihe von mehr oder minder eingehenden Arbeiten uns über viele Punkte ihrer Structurverhältnisse genügende Klarheit verschafft haben. Da indessen die meisten dieser Untersuchungen in eine Zeit fallen, der für die Erkenntniss des feineren Baues der Organe nur mangelhafte Hülfsmittel zu Gebote standen, so ist hier die Anatomie der Histologie weit vorausgeeilt und wir dürfen wohl sagen, dass wir zwar von der so mannigfach wechselnden äusseren Form der Geschlechtstheile und ihrer Hülfsapparate eine hinreichend ausgebreitete Kenntniss besitzen, dagegen über ihren feineren Bau noch vielfach im Unklaren sind. Eine kurze Uebersicht der auf unserem Gebiete schon vorhandenen Arbeiten und ihrer Resultate wird am besten vorstehende Behauptungen begründen und zugleich den Beweis liefern, dass neue Untersuchungen, wenn nicht nothwendig, doch jedenfalls nicht überflüssig genannt werden dürfen.

Die ersten noch heute brauchbaren Angaben über die Geschlechtsorgane der Knochenfische finden sich bei Cavolini[1].

[1] Cavolini. Ueber die Erzeugung der Fische und Krebse, deutsch von Zimmermann. Berlin 1792.

Es wird hier nicht nur die gröbere Anatomie derselben bei einer Anzahl von Arten in wirklich wissenschaftlicher Weise behandelt, auch feinere Verhältnisse, wie die Bauchfellsbefestigungen und die Blutvertheilung sind schon im Wesentlichen richtig vom Autor erkannt worden. Wenn trotzdem Cavolini's Werk für uns heute wenig mehr als historisches Interesse hat, so ist der Grund hierfür in der gefährlichen Nachbarschaft der ausgezeichneten Rathke'schen[1] Arbeiten zu suchen, welche in der einschlägigen Literatur nicht nur zeitlich mit an der Spitze stehen, sondern auch ihrer Bedeutung nach noch immer den ersten Platz behaupten. Die Klarheit, welche die ebenso erschöpfenden, als im Einzelnen genauen und sorgfältigen Untersuchungen dieses Forschers über ein vorher ganz dunkles Gebiet verbreiteten, lassen dieselben noch heute als bahnbrechend erscheinen und man kann wohl behaupten, dass alle späteren Arbeiten mehr zum Ausbau der von ihm gewonnenen Erfahrungen gedient haben, als dass sie denselben wesentlich neue hinzugefügt hätten. Neben den heute noch genauesten Angaben über Form, Lage, Zahl, Ausführungsgänge, Bauchfellsbefestigung und Blutvertheilung stellte Rathke zuerst die sowohl für die Hoden als auch für die Eierstöcke noch heute geltenden Typen fest (§ 2—11), er erkannte schon die Hauptunterschiede zwischen dem Bau des jugendlichen und dem des geschlechtsreifen Hodens, ebenso wie das Vas deferens sich bei ihm zum ersten Male eingehend und richtig beschrieben findet. Für die Eierstöcke erinnere ich nur neben vielen Einzelheiten an die Anordnung des Parenchyms in Lamellen und den Ovarialcanal, dessen Entdeckung wir der Beobachtungsgabe Rathke's verdanken. Näher auf seine Untersuchungen einzugehen, ist um so weniger nöthig, als ich im Lauf meiner Arbeit oft genug Gelegenheit haben werde, darauf zurückzukommen.

Zunächst an Rathke schliesst sich der Zeit nach Treviranus[2] an, dessen Untersuchungen an Knochenfischen sich aber nur auf Cyprinus Brama beschränken. Er schliesst auf Grund derselben auf einen röhrigen Bau des Hodens. Auch die Notizen, welche ich bei

---

[1] Rathke. Ueber die Geschlechtstheile der Fische. Neueste Schrift. d. naturforsch. Gesellsch. z. Danzig. Bd. I, Heft 3. Halle 1824 (auch separat in: Beiträge zur Geschichte der Thierwelt II. Halle 1824 pag. 117) und: Zur Anatomie der Fische. Müll. Arch. 1836 pag. 170.

[2] Zeitschrift für Physiologie, herausgegeb. v. Tiedemann u. Treviranus. II. Heft 1. Darmstadt 1826.

Cuvier und Valenciennes [1], finde, sind, abgesehen davon, dass fast nur der Eierstock berücksichtigt ist, nur spärlich und bringen in keiner Weise etwas Neues. Eigene Beobachtungen dagegen finden sich wieder neben einer kurzen Recapitulation derer von Rathke und Treviranus in dem bekannten Drüsenwerk J. Müller's [2]. Derselbe untersuchte Thynnus und Alausa vulgaris und der Nachweis zahlreicher Anastomosen unter den Samencanälchen letzteren Fisches, von denen Rathke noch nichts wusste, wurde zuerst von ihm geführt und durch eine vortreffliche Abbildung erläutert [3].

Einige gute und wie es scheint, selbständig gemachte Beobachtungen finden sich in dem gleichzeitigen kleinen Aufsatz von Prévost [4]. Der feinere Bau des Hodens, das Verhältniss seiner Drüsenelemente zum Vas deferens ist, soweit es mit den damaligen Hülfsmitteln möglich war, richtig erkannt, besonders aber hervorzuheben ist eine gute und genaue Beschreibung des Eierstocks und des gelegten reifen Eies.

Eine kurze aber manches Neue enthaltende Beschreibung der Geschlechtstheile der Salmoniden wurde sodann durch C. Vogt gegeben [5]. Neben richtigen Bemerkungen über die Spermatozoenbildung ist er der erste und bis jetzt auch einzige, der auch den unreifen Hoden genau untersucht und dessen Drüsenzellen richtig beschrieben hat. Auch seine Beobachtungen über die Abstossung der reifen Eier sind ebenso neu, als interessant zu nennen.

Mit Uebergehung des jetzt folgenden Owen'schen Werkes [6], das für unsere Zwecke nichts Neues bringt, wende ich mich zu der zweiten Ausgabe der Leçons d'anatomie comparée von Cuvier [7], deren Angaben weit ausführlicher und vollständiger, als die der Histoire naturelle des poissons sind. Gleichwohl zeigt auch hier die makroskopische Anatomie gegen Rathke keinen wesentlichen Fort-

---

[1] Cuvier und Valenciennes. Histoire naturelle des poissons. Tome I. Paris 1828 pag. 531.

[2] J. Müller. De glandularum secernentium structura penitiori etc. Lipsiae 1830, pag. 105.

[3] l. c. Tab. XV, Fig. 7.

[4] Prévost. De la génération chez le Séchot (Mulus Gobio). Ann. sc. natur. XIX 1830, pag. 165.

[5] Agassiz und Vogt. Anatomie des Salmones. Neuchâtel 1845. p. 83.

[6] Owen. Lectures on the comparative anatomy and physiologie of the vertebrate animals. Part I. London 1846 pag. 286.

[7] Leçons d'anatomie comparée par Cuvier und Duvernoy, 2. édit. Tome VIII Paris 1846. pag. 66, 116, 133, 303 etc.

schritt, während die auf wenige Zeilen zusammengedrängten Angaben über die mikroskopische Structur nur Bekanntes und auch dies nur theilweise nach eigenen Beobachtungen recapituliren.

Die grösste Vervollständigung der Rathke'schen Angaben verdanken wir unstreitig Hyrtl [1]), welcher 1850 in einem längeren Aufsatze eine Menge neuer Angaben besonders über die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane und die bei vielen Fischen sich findenden Hülfsapparate bekannt gemacht hat. Da Rathke und Hyrtl bis jetzt allein ihre Untersuchungen auf eine grössere Anzahl von Species ausgedehnt haben, so ist, was wir von der gröberen Anatomie der Geschlechtsorgane der Teleostier wissen, noch heute fast ganz als ihr Werk zu betrachten.

Viele anatomische Angaben über die Geschlechtsorgane, besonders die Ovarien, finden sich dann auch in dem vortrefflichen systematischen Werk Costa's [2]). Diese Angaben sind oft werthvoll, insofern sie seltenere Fische betreffen, welche weder vor noch nach ihm untersucht worden sind, der allgemeine Gewinn für die Wissenschaft ist aber trotzdem kein allzu grosser, da es sich fast nie um eingehendere Untersuchungen, sondern nur um gelegentlich gemachte Beobachtungen handelt.

Grösseren Nutzen konnte man sich von der jetzt folgenden Lereboullet'schen Arbeit [3]) versprechen, in welcher die Geschlechtsorgane einer aus jeder Wirbelthierclasse gewählten Species behufs anatomischer Vergleichung einer genaueren Untersuchung unterzogen werden. An und für sich war der Gedanke, nach den vorhandenen allgemeineren Erfahrungen sich auf eine Species, (von Fischen den Hecht), zu beschränken, um dieselbe desto gründlicher kennen zu lernen, ganz am Platze, wenn auch die vergleichende Anatomie aus der ganz willkürlichen Wahl von fünf Repräsentanten der verschiedenen Wirbelthierclassen nicht gerade viel gewonnen haben wird. Aber auch der rein anatomische Werth der einzelnen Beschreibungen wird dadurch beeinträchtigt, dass sie als solche doch nicht genau genug sind. Mit Ausnahme einiger histologischer Beobachtungen und der gewiss unrichtigen Angabe, dass die Samencanälchen oft nicht blind endigen, sondern schleifenförmig umbiegen (l. c. pag. 36),

---

[1]) Hyrtl. Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denkschrift d. Wien. Akad. d. Wiss. I, 1850 pag. 391.

[2]) Costa. Fauna del regno di Napoli. Pesci I Napoli 1850.

[3]) Lereboullet. Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Nov. act. acad. Leopold.-Carol. etc. 1851 pag. 1.

finde ich bei ihm kaum etwas gegen seine Vorgänger wesentlich Neues. Dagegen ist seine Beschreibung der Cloake und der Ausführungsgänge sehr genau und übertrifft bei weitem die der Geschlechtsdrüsen selbst.

Das Handbuch der Zootomie von Siebold und Stannius [1]), das sich zunächst anreiht, bringt in seinem zweiten Theile eine übersichtliche Darstellung der bisherigen Erfahrungen, anscheinend durch eigene Beobachtungen controlirt, denen auch einige neue hinzugefügt sind (z. B. Flimmerepithel auf der Bauchhöhlenfläche des Hechtovariums l. c. pag. 272 Anm.). Dagegen leistet das umfangreich angelegte vergleichend anatomische Werk von Martin-Saint-Ange [2]) bei weitem nicht das, was man bei den vorhandenen Vorarbeiten und den schon damals zu Gebote stehenden technischen Hülfsmitteln von einer neuen Bearbeitung unseres Themas verlangen konnte. Abgesehen davon, dass die einschlägige Literatur fast vollständig ignorirt wird, abgesehen von der unfruchtbaren Beschränkung der eigenen Untersuchungen auf einen einzigen Knochenfisch, den Karpfen, so ist doch dieses einzige Untersuchungsobject so ungenau und flüchtig behandelt, dass dieses Werk trotz seiner vorzüglichen Abbildungen als kein Gewinn für die Wissenschaft betrachtet werden kann.

Obgleich ungenügende Berücksichtigung der Literatur auch dem folgenden Autor, Dufossé [3]), vorgeworfen werden muss, so haben unsere Kenntnisse doch durch seine Monographie der drei hermaphroditischen Serranus-Arten eine bedeutende Förderung erfahren. Die bisher noch zweifelhaften Geschlechtsverhältnisse dieser drei Fische werden hier durch anatomische und physiologische Untersuchungen endgültig festgestellt. Der anatomische Theil seiner Schrift, leider mit höchst mangelhaften Abbildungen versehen, ist recht genau, doch fehlt dem Autor, da er die Verhältnisse bei andern Fischen nur aus Büchern zu kennen scheint, jeder Anhaltspunkt zur Vergleichung und er ist deshalb z. B. geneigt, den maschenförmigen Bau des von ihm in der hinteren Wand des Oviductes entdeckten Vas deferens für etwas sui generis zu halten. Dass ihm eine Reihe von histologi-

---

[1]) Stannius. Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Berlin 1854. pag. 267.

[2]) G.-J. Martin-Saint-Ange. Étude de l'appareil réproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés etc. Paris 1854.

[3]) Dufossé. De l'hermaphrodisme chez le Serran. Ann. d. sc. natur. IV sér. tome V. Paris 1856. pag. 295.

schen Irrthümern mit untergelaufen ist, vermag den allgemeinen Werth seiner Arbeit nicht zu schmälern.

Die bekannte vergleichende Histologie von Leydig [1]) enthält für unser Thema nur sparsame, wenn auch eigene Angaben. Leydig findet den Hoden der von ihm untersuchten Knochenfische wieder acinös gebaut, er scheint also unreife Thiere untersucht zu haben. Dagegen verdanken wir ihm den Nachweis glatter Muskeln in der Hülle und im Stroma des Eierstocks (l. c. pag. 508), ebenso wie des Flimmerepithels im Tubarcanal (l. c. pag. 516).

Die Idee, welche den Arbeiten Lereboullet's und Martin-Saint-Ange's zu Grunde lag, kehrt bei Vogt und Pappenheim [2]) zum dritten Male wieder. Auch hier war ursprünglich beabsichtigt, die Untersuchungen durch die verschiedenen Wirbelthierclassen hindurch vergleichend anatomisch fortzuführen; doch ist es bei den Fischen geblieben. Es lässt sich gegen diese Arbeit leider dasselbe einwenden, wie gegen die ihrer Vorgänger: sie ist, obgleich auf mehrere Species ausgedehnt, doch keineswegs so genau, als man nach den vorhandenen Vorarbeiten verlangen kann, ja es werden schon widerlegte Irrthümer, (wie die fettige Natur der Dotterkugeln oder die bindegewebige der Eierstockswand), wie es scheint, ohne Kenntniss der berichtigenden Quellen wieder vorgeführt. Auch diese Autoren untersuchten nur geschlechtsreife Organe und wissen daher auch nur von einem tubulösen Bau des Hodens zu berichten. Ihre bei letzterem angewandte Methode, ihn durch wiederholtes Auswaschen von seinem Inhalt zu befreien, bietet wenig Gewähr dafür, dass ihre Angaben möglichst den während des Lebens bestehenden Verhältnissen entsprechen.

Die beiden Arbeiten über den Eierstock von Waldeyer [3]) und His [4]) haben ihr Entstehen zum Theil wenigstens dem Interesse zu verdanken, welches die nähere Erforschung der Oogenese bei den Wirbelthieren durch die Pflüger'schen Entdeckungen gewonnen hat.

---

[1]) Leydig. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857. pag. 490, 506, 513.

[2]) Vogt und Pappenheim. Recherches sur l'anatomie comparée des organes de la génération chez les animaux vertébrés. Première partie: Des organes de la génération des poissons. Ann. d. sc. nat. IV. sér. tom. 11. 1859.

[3]) Waldeyer. Eierstock und Ei. Leipzig 1870. pag. 76.

[4]) His. Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873. Die bekannten vergleichend anatomischen Handbücher von Owen und Huxley enthalten nichts Neues, ebensowenig als die Bilderwerke von Wagner und Carus.

In der Waldeyer'schen Arbeit wird der Eierstock der Knochenfische ziemlich stiefmütterlich behandelt, die His'sche dagegen ist ihm ganz gewidmet. Soweit die Angaben des ersteren Structurverhältnisse betreffen, wiederholen sie fast nur Bekanntes, neu ist hier nur die Erwähnung des die Eierstockslamellen bekleidenden Keimepithels, das von dem Flimmerepithel des Tubarcanals scharf unterschieden wird. Dagegen gebührt Waldeyer das Verdienst, zum ersten Male die Oogenese bei Knochenfischen richtig erkannt zu haben, und es wäre nur zu wünschen, dass er eine ausführlichere Darstellung dieses wichtigen Vorganges gegeben und ihn auch durch Abbildungen erläutert hätte. Der Schwerpunkt des His'schen Werkes dagegen beruht, soweit es sich auf den Eierstock bezieht, in dem ersten und dankenswerthen Versuche die Geschichte desselben während einer ganzen Geschlechtsperiode genauer zu verfolgen. Ausserdem findet sich auch über das Stroma des Eierstocks, das Follikelepithel etc. eine Reihe von eigenthümlichen Angaben, welche am geeigneten Orte ausführlicher besprochen werden sollen.

Von der letzten über unser Thema handelnden Arbeit, der im vorigen Jahre erschienenen Abhandlung von Syrski[1], konnte ich wegen Unkenntniss der Sprache nur in beschränktem Maasse Kenntniss nehmen. Ich war auf die lateinische Vorrede, die Tafeln mit der ebenfalls lateinischen Tafelerklärung und das Hoyer'sche Referat in Schwalbe und Hofmann's Jahresberichten[2] angewiesen. Das werthvollste Ergebniss dieser Arbeit ist wohl die Entdeckung zahlreicher hermaphroditischer Fische und der Unbeständigkeit des Hermaphroditismus bei manchen derselben, wodurch unsere Anschauungen über die Geschlechtsverhältnisse der Wirbelthiere überhaupt einer wesentlichen Aenderung unterliegen dürften. Nachdem jetzt die allgemeine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gelenkt worden ist, steht zu erwarten, dass wir in nächster Zukunft noch viele hermaphroditische Fische kennen lernen werden. In der Syrski'schen Arbeit finden sich ausserdem noch viele zum Theil neue dankenswerthe Angaben über gröbere anatomische Verhältnisse, was der Verfasser aber über Histologie und Oogenese Neues bringt, scheint mir, so weit ich aus dem Hoyer'schen Referat und seinen Abbildun-

---

[1] Syrski. Wydpadki poszukewań etc. (De piscium osseorum organis genitalibus) Kosmos I Lemberg 1876.

[2] Schwalbe und Hofmann. Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie V. Leipzig 1876, pag. 340, 344 ff.

gen darüber Klarheit gewonnen habe, etwas fraglicher Natur zu sein.

Meine eigenen Untersuchungen sind im Sommersemester 1876 in dem anatomischen Institut zu Heidelberg begonnen und vom November des vorigen Jahres bis jetzt in Erlangen weiter fortgeführt worden. Ein kurzer Aufenthalt in der vortrefflich eingerichteten zoologischen Station in Triest, welche mir durch die Güte des Herrn Prof. Claus zugänglich wurde, verschaffte mir auch Gelegenheit, mich mit der dortigen Fischfauna näher bekannt zu machen und meine Untersuchungen durch Hereinziehung einer Reihe von Hartflossern zu vervollständigen. Bei der geringen Zeit aber, welche ich in Triest auf diese Untersuchungen verwenden konnte, blieb mein Material an Seefischen weit hinter dem zurück, mit welchem Rathke und Hyrtl operirt haben, ebenso wie auch das an Süsswasserfischen durch die Armuth der Fauna sowohl Heidelbergs als auch Erlangens eine unliebsame Beschränkung erfuhr, und ich würde daher Anstand nehmen, eine nach dieser Seite noch so lückenhafte Arbeit zu veröffentlichen, wenn ich nicht glaubte, schon an dem vorhandenen Material die wesentlichen, überall wiederkehrenden Grundzüge des Bauplans genügend erkannt zu haben. Diese aber sind es, auf deren Feststellung es zunächst ankommt: jede neu gefundene Abweichung ist dem gegenüber von untergeordneter Bedeutung, so lange sie sich in das System einfügen lässt und keine wesentlichere Modification desselben nöthig macht[1]).

---

[1]) Die von mir untersuchten Species sind folgende:

Gasterosteus aculeatus L ♂
Perca fluviatilis L ♂♀
Acerina cernua Cuv. u. Val. ♂♀
Lucioperca Sandra Cuv. ♂♀
Serranus scriba Cuv. u. Val. ♀
Serranus cabrilla Risso ♀
Centropristis hepatus Günther ♀
(Serranus hepatus L)
Mullus barbatus L ♀
Box Salpa Cuv. u. Val. ♀
Sargus annularis Geoffr. ♀
Pagellus erythrinus Risso ♀
Chrysophrys aurata. Cuv. u. Val. ♀
Scorpaena scrofa L ♀
Trigla hirundo Bl. ♀
Trigla gurnardo L ♀
Uranoscopus scaber L ♀
Trachinus draco L ♀
Sciaena aquila Risso ♂♀
Scomber scomber L ♀
Trachurus trachurus Gron. ♀
Gobius niger L ♂♀
Gobius jozo L ♂
Blennius tentacularis Brünnich ♂♀
- sanguinolentus ♂
Atherina hepsetus L ♀
Mugil cephalus Cuv. ♂
Cepola rubescens L ♂♀
Gadus luscus L (barbatus L pt.) ♀
Lota vulgaris Cuv. ♂
Motella tricirrata Nils ♂
Ophidium barbatum L ♂♀
Rhombus maximus Cuv. ♀
Salmo Fario Bl. ♂♀

Zum Schluss nehme ich gern die Gelegenheit wahr, Allen, welche mich durch Rath und That bei dieser Arbeit unterstützt haben, als den Herren Prof. Gegenbaur, Prof. Selenka, Dr. Graeffe und Dr. Jacoby meinen wärmsten Dank auszusprechen.

---

## II. Von den männlichen Geschlechtsorganen.

Die äussere Form und Lage der Hoden sowohl, als auch ihrer ausführenden Gänge sind von Rathke bereits mit einer Genauigkeit beschrieben worden, welche die Arbeiten all seiner Nachfolger weit hinter sich zurücklässt. Seine Untersuchungen können in diesen Punkten insofern noch heute als erschöpfend angesehen werden, als der Formenkreis, auf den er seine Betrachtung ausdehnte, ein so grosser war, dass ihm keine irgendwie bemerkenswerthe Abweichung von dem Haupttypus entgangen zu sein scheint. Ich begnüge mich daher die gröberen Verhältnisse, für deren eingehendere Kenntniss ich auf Rathke und die ihn ergänzende Arbeit von Hyrtl verweise, nur kurz zu behandeln und werde allein die Punkte näher berühren, welche von Rathke aus irgend einem Grunde nicht genügend gewürdigt worden sind oder worin meine eigenen Untersuchungen eine Meinungsverschiedenheit ergeben haben.

Bekanntlich sind die Hoden aller Teleostier im Gegensatz zu

---

Osmerus eperlanus Lacép. ♂♀
Esox lucius L ♂♀
Belone acus Risso ♀
Cyprinus carpio L ♀
Barbus vulgaris Flem. (fluviatilis Agass.) ♂♀
Gobio fluviatilis Flem. ♂♀
Leuciscus rutilus L ♂♀
- cephalus L ♂♀
- Idus L ♂♀
- erythrophthalmus L ♂♀
- Phoxinus L ♂♀
Tinca vulgaris Cuv. ♂♀
Rhodeus amarus Bl. ♂♀
Abramis Brama L ♂♀
Alburnus lucidus Heckel und Kner ♂♀
Cobitis fossilis L ♂♀
- taenia L ♀
Clupea harengus L ♂♀
- Alosa L ♂
- Finta Cuv. ♀
Anguilla vulgaris Flem. ♂ (?) ♀
Syngnathus acus ♂♀
Hippocampus antiquorum Leach. ♀

den verschiedenen Typen der Eierstöcke, die sich bei ihnen vertreten finden, nach ein und demselben und zwar sehr einfachen Grundplan gebaut. Dieselben bilden ein drüsiges Organ, dessen Ausführungsgang, das Vas deferens, zwischen Rectum und Urethra in die Cloake mündet, nachdem es sich kurz zuvor mit dem der anderen Seite zu einem unpaaren Canal vereinigt hat. In der Art und Weise der Verbindung der Vasa deferentia untereinander oder mit der Harnblase, der Harnröhre und dem Rectum finden sich zahlreiche Varianten, welche besonders durch Hyrtl näher bekannt geworden sind. Spuren äusserer Begattungsorgane oder Anhangsgebilde, welche als Samenbläschen oder Prostata bezeichnet werden, sind, wo sie vorkommen, den gleichnamigen Gebilden höherer Wirbelthiere ebensowenig, als die sogenannte Harnblase der Knochenfische an die Seite zu stellen.

Begnügt man sich nicht mehr damit, die Geschlechtsorgane der Fische nur im reifen Zustand zu untersuchen, worauf sich die älteren Forscher fast ausnahmslos beschränkt haben, so stösst man schon bei Untersuchungen der gröberen anatomischen Verhältnisse auf Schwierigkeiten, welche eben durch das eigenthümliche Geschlechtsleben der Fische bedingt sind. Es ist bekannt, dass dieselben durch ihre ausserordentlich grosse Productivität unter allen Wirbelthierclassen einzig dastehen. Es werden bei ihnen in jährlich wiederkehrender Brunst die weiblichen, in geringerem Grade aber auch die männlichen Zeugungsstoffe in einer Menge abgeschieden, welche erst wieder unter Wirbellosen ihres Gleichen findet. Man darf sich daher nicht wundern, wenn diese noch dazu in verhältnissmässig kurzer Zeit vor sich gehende Massenproduction die keimbereitenden Drüsen in jeder Hinsicht so verändert, dass sie gar nicht mehr dieselben Organe zu sein scheinen. Für eine genauere Untersuchung muss ich es daher für nöthig bezeichnen, dieselbe Fischspecies eine längere Zeit hindurch im Auge zu behalten, und wo dies nicht möglich ist, wenigstens den reifen und den unreifen Zustand möglichst scharf von einander zu trennen. Ja für den Eierstock, der noch weit grösseren Schwankungen unterworfen ist, bedarf es, wie ich His gern beistimme [1], eigentlich einer über ein ganzes Jahr — von einer Laichzeit bis zur anderen — ausgedehnten Beobachtung, um über alle Geschlechtsverhältnisse desselben ins Klare zu kommen. Wenn nun auch meine Untersuchungen, von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, nur

[1] His, l. c. pag. 16.

Stückwerk darbieten, so hoffe ich doch, nichts Wesentliches übersehen zu haben, da ich wenigstens einige Species durch alle Monate des Jahres verfolgt, viele andere aber sowohl im reifen als auch im unreifen Zustand vor Augen gehabt habe.

Im Allgemeinen stellen die Hoden längliche, im Querschnitt runde, ovale bis dreiseitig prismatische Körper dar, welche zwischen Rippen und Schwimmblase eingelagert sind und nach oben an die Nieren, nach unten an den Darmcanal grenzen. Ihre Gestalt ist nur bei den allerjüngsten Formen rund, von da an werden sie immer deutlicher dreieckig, wenn auch ihre Kanten vor der Geschlechtsreife stark abgerundet bleiben. Besonders deutlich ist die dreieckige Form bei reifen Hoden ausgeprägt, wo auch durch die starke Volumenzunahme des Organs die topographischen Verhältnisse klarer hervortreten. Der reife Hoden stellt nämlich meist einen treuen Abguss des dreieckigen Raumes dar, der zwischen Schwimmblase, Rippen und Wirbelsäule sich durch Auseinanderdrängen derselben erzeugen lässt. Man sieht leicht, dass die beiden schärferen Kanten der unteren Fläche des Hodens angehören und der Schwimmblase und den Rippen anliegen, während die dritte stumpfere seitlich neben der Wirbelsäule verläuft und bei vielen Fischen Cyprinoiden, das Vas deferens in sich eingesenkt trägt. Es finden sich übrigens viele Ausnahmen von dieser Gestalt, so die später zu besprechenden Percoiden, so Osmerus eperlanus, Esox lucius und Mugil cephalus, deren Hoden stark seitlich abgeplattet erscheint, oder Trachinus draco, bei dem er im Längsdurchmesser fast herzförmig ist mit nach hinten gerichteter Spitze. Unterbrochen wird diese regelmässige Form nur durch die längstbekannten mehr oder minder zahlreichen und tiefen Einschnitte, welche dadurch zu entstehen scheinen, dass die Tunica propria stellenweise hinter dem Wachsthum des Inhalts zurückbleibt. Die Länge der Hoden ist ebenfalls periodisch sehr verschieden. Bei unreifen Fischen fand ich dieselben vorn nicht das Pericard, hinten bei weitem nicht das hintere Ende der Schwimmblase erreichend und den frei verlaufenden Theil des Vas deferens oft fast eben so lang als den Hoden selbst, wo er beim reifen Organ auf ein Minimum reducirt ist. Das geschlechtsreife Organ dagegen erstreckt sich sehr häufig vom Pericardium bis nahe an die Cloake und der freie Theil des Vas deferens ist so kurz, dass er meist erst nach Herausnahme des ganzen Hodens gut zu sehen ist, woraus also folgt, dass die Längenzunahme des Hodens gegen die Laichzeit zwar nach beiden Richtungen, hauptsäch-

lich jedoch nach hinten erfolgt[1]. Bei vielen Fischen indessen, besonders solchen mit kurzer und wenig voluminöser Bauchhöhle (Trachinus, Cepola) stellen die Hoden selbst im reifen Zustande immer nur kurze, bisweilen fast ebenso lange, als breite Organe dar, welche weder nach vorn, noch nach hinten die Grenzen der Bauchhöhle erreichen. Ueberall, wo das Letztere der Fall ist, resultirt daraus ein längeres oder kürzeres freies Vas deferens, so bei Ophidium barbatum, Blennius-Arten, Gasterosteus aculeatus, am längsten aber bei Osmerus eperlanus, wo das freie Vas deferens fast zweimal so lang als der geschlechtsreife Hode war[2]. Eine Eigenthümlichkeit des Längenwachsthums bei vielen Fischen ist noch die, dass der Hoden mit dem Vas deferens nicht gleichen Schritt hält, sondern ihm häufig vorauseilt. Die Folge davon ist eine Knäuelung des Hodens, welche bei manchen Fischen (Esox, am stärksten nach Rathke bei Gadus Callarias) sehr ausgesprochen ist.

Was die Farbe des Hodens anbelangt, so sind unreife Hoden so durchsichtig, dass sie überhaupt erst nach genauer Inspection der Bauchhöhle wahrgenommen werden. Hat die Geschlechtsentwicklung begonnen, so werden sie trübe grau durchscheinend und enthalten die Drüsenelemente reifes Sperma, so wird das ganze Organ grauweiss und vollkommen undurchsichtig. Andere Farbennuancen (Rathke, Müll. Arch. 1836, pag. 177) gehören zu den seltenen Ausnahmen.

Die Hoden sind, ebenso wie die Eierstöcke, so überwiegend häufig paarige Organe, dass ein unpaares Vorkommen derselben nur in wenigen Fällen sicher constatirt ist.

Als Fische mit nur einem Hoden werden aufgeführt: Perca fluviatilis, Blennius viviparus, Ammodytes tobianus, Cobitis taenia und barbatula (Rathke, Geschlechtsth. d. Fische pag. 132), Mormyrus oxyrhynchus (Hyrtl l. c. pag. 402). Die von mir untersuchten Blennius-Arten zeigten die fragliche Eigenthümlichkeit nicht, ebenso wie sie auch Rathke bei den Blennius-Arten des schwarzen Meeres vermisste (Müll. Arch. 1836 pag. 171), die übrigen Fische habe ich nicht nachuntersucht mit Ausnahme von Perca, wo ich mich aber auf das Genaueste überzeugte, dass Rathke sich nur durch das eigenthümlich abweichende mediane Mesorchium hat täuschen lassen.

---

[1] Siehe auch Rathke, Entwickl. d. Geschlechtsorgane d. Fische. Neueste Schrift. d. naturforsch. Gesellsch. z. Danzig. III. Halle 1825 pag. 8.

[2] cf. auch Rathke, Geschlechtsorg. d. Fische pag. 162.

denn es ist leicht, bei einiger Vorsicht beide Hoden sammt ihren Vas deferens ihrer ganzen Länge nach ohne die geringste Verletzung von einander zu trennen. Da ich die übrigen angegebenen Fische nicht untersucht habe, so kann ich nicht sagen, ob es sich bei ihnen um eine mediane Verschmelzung oder Verkümmerung eines Hodens handelt: nach den vorhandenen Literaturangaben scheint bei Blennius viviparus und Ammodytes das Erstere, bei Mormyrus das Letztere der Fall zu sein. Interessant ist dagegen die ungleiche Entwicklung der beiden Hoden bei Gasterosteus aculeatus und in noch höherem Grade bei Osmerus eperlanus, wo sie schon Rathke bekannt war. Hier müsste der rechte Hoden (und ebenso der Eierstock), wenn er nicht noch in Function wäre, geradezu rudimentär genannt werden: nicht nur er selbst wird von dem linken fast um das Dreifache an Grösse übertroffen, auch der freie Theil des Vas deferens hat bei ihm eine merkliche Verkürzung erlitten.

Das Vas deferens kann am unreifen Hoden, soweit es ihm anliegt, meist gar nicht mit blossem Auge erkannt werden. Ist es dagegen, wie in der Laichzeit, mit Sperma gefüllt, so bildet es einen weiten dickwandigen Canal, der am Hoden seiner ganzen Länge nach oft ganz in einem schon mit blossem Auge erkennbaren Hilus verläuft (Percoiden), oft zur Hälfte frei über denselben herausragt (Cyprinoiden)[1]. Seine Lage ist gewöhnlich an der oberen Kante des Hodens, seitlich von der Wirbelsäule, von wo es dann mehr oder minder tief an die innere Seite herabrücken kann. Letzteres Verhalten finde ich bei allen von mir untersuchten Acanthopteren (aber auch bei anderen, Phoxinus laevis), die Hoden dieser Fische erhalten hierdurch in Verbindung mit dem meist sehr tief gehenden Hilus im Querschnitt eine sehr charakteristische Herzform, welche sie sogleich von denen anderer unterscheiden lässt. An reifen Thieren sticht das durch seinen durchscheinenden Inhalt schneeweisse Vas deferens scharf gegen den mehr grauen Hoden ab, welchen es an seiner hinteren Spitze an Umfang oft übertrifft. Nur in seltenen Fällen existirt kein am Hoden entlang laufendes Vas deferens, sondern dasselbe tritt erst von der hinteren Spitze des Hodens ab. Dies findet sich bei den Crenilabren, Smaris vulgaris, Lepado-

[1] Einen so eigenthümlichen Verlauf, wie ihn Vogt und Pappenheim vom Karpfen beschreiben, habe ich nie an irgend einem Fisch gesehen und muss es dahingestellt sein lassen, auf welche Weise diese Beobachter zu ihrer abweichenden Angabe gekommen sind. Vogt und Pappenheim l. c. pag. 349.

gaster biciliatus (Rathke, Müll. Arch. 1836 pag. 178) und bei Osmerus eperlanus und Cobitis fossilis (ich). Im gewöhnlichen Falle wird das Vas deferens an der hinteren Spitze des Hodens frei (vor derselben bei Clupea harengus und Blennius), spitzt sich in der meist kurzen Strecke seines freien Verlaufs, während es schräg nach innen, abwärts und hinten convergirend dem der anderen Seite entgegen zieht, spindelförmig zu und vereinigt sich mit ihm zu einem unpaaren Gange, der, mit Rectum und Urethra innig verbunden, zwischen beiden in die Cloake mündet. Die Länge des unpaaren Ganges ist sehr wechselnd, worüber man bei Rathke (Geschlechtsth. d. Fische pag. 162) die genauesten Angaben findet. Hervorzuheben ist nur noch, dass nur wenige Fische bekannt sind, bei welchen die Vasa deferentia bis zur Mündung getrennt bleiben: es sind dies Arten der Gattung Blennius, wie Hyrtl es für Blennius gattorugine (l. c. pag. 398) angibt und ich es für die von mir untersuchte Art (B. sanguinolentus?) bestätigen kann.

Das Verhältniss des Bauchfells zu den Geschlechtsorganen muss ich zum Gegenstand einer näheren Erörterung machen, weil ich in der Auffassung desselben in manchen Punkten mit Rathke durchaus nicht übereinstimmen kann. Das Bauchfell bildet bei den Knochenfischen einen allseitig geschlossenen Sack, innerhalb dessen die Verdauungs- und Geschlechtsorgane wie bei höheren Wirbelthieren an Duplicaturen (Mesenterien) befestigt sind. Die speciell für die Geschlechtstheile bestimmten Aufhängebänder, das Mesorchium resp. Mesoarium, welche ich bei keinem von mir untersuchten Fische ganz vermisst habe, kommen auf folgende Weise zu Stande. Das Peritoneum parietale schlägt sich nämlich, sobald es die äussere Seite der Niere erreicht hat, auf die obere Kante des Hodens über und heftet sich längs der äusseren Grenze des Hilus (wo dieser an der oberen Kante verläuft) an die obere Wand des Vas deferens, mit dessen Gewebe es verschmilzt, wird an der inneren Seite des Hilus wieder frei, geht auf die Schwimmblase über und versieht dieselbe, indem es sich auf ihrer unteren Fläche mit dem der anderen Seite vereinigt, mit einem bis auf die dorsale Fläche vollständigen Peritonealüberzuge[1]). Letztere wird von den Nieren gewöhnlich durch eine starke fibröse Membran geschieden, die beiderseits der Rumpfwand angeheftet ist. Nach hinten setzen sich die Mesorchien auch auf die freien Theile der Vasa deferentia fort, mit deren Zusammenfluss sie sich ebenfalls in der Medianlinie

[1]) Siehe auch Agassiz und Vogt, Anat. d. salmon. pag. 86.

vereinigen und schliesslich über der Cloake einen spitzen Blindsack darstellen, dessen Wände seitlich wieder in das Peritoneum parietale übergehen. Sehr gewöhnlich ist auch der freie Theil des Vas deferens resp. der Tube, häufig auch noch der hintere Theil der Geschlechtsorgane selbst mit dem Rectum durch ein Mesenterium verbunden.

Zwischen den beiden Blättern des Mesorchiums liegt bei den Cyprinoiden, wo ich diese Verhältnisse am genauesten untersucht habe, seiner ganzen Länge nach das Vas deferens und ausserdem bei unreifen Fischen eine beträchtliche Fettmasse, welche zur Zeit der Reife vollkommen verschwunden ist (Fig. 1 *d*). Die Länge dieser Bauchfellfalten ist im Ganzen nur gering [1], und besonders zur Laichzeit, wo das stark vergrösserte und gefüllte Vas deferens sich nach oben zwischen beide Blätter drängt, werden dieselben fast vollkommen ausgeglichen: dennoch sind sie so deutlich zu demonstriren, dass ich nicht anstehe, sie als wahre Aufhängebänder zu bezeichnen.

Die Befestigung des Eierstocks ist der des Hodens vollkommen analog, nur dass hier die Blätter des Mesoariums sich an seine obere Fläche, resp. den Ovarialcanal, wenn er dort verläuft, ansetzen und dass ihr Verschwinden zur Laichzeit bei der enormen Vergrösserung des ganzen Organs noch weit auffallender ist. Bei einem reifen Karpfenweibchen fand ich das Bauchfell scheinbar sich seitlich an den Eierstock ansetzend und die obere Hälfte der Rumpfwand also von ihrem Peritonealüberzuge entblösst. In Wahrheit jedoch war die Ansatzstelle des Mesoariums früher an der Grenze der oberen und seitlichen Fläche des Eierstocks gewesen, derselbe hatte sich aber bei seiner Vergrösserung nach oben so energisch in den Raum zwischen Schwimmblase und seitliche Rumpfwand gedrängt, dass er nicht nur die Mesoarialduplicaturen ausgeglichen, sondern auch noch das Peritoneum parietale ein Stück von der seitlichen Rumpfwand abgelöst hatte — eine Erscheinung, die auch dem Scharfsinn Rathke's nicht entgangen ist [2].

Ich bemerkte schon anfangs, dass ich in den Angaben dieses Forschers über den Verlauf des Bauchfells nicht unerhebliche Meinungsverschiedenheiten finde. Rathke rechnet nämlich gerade die Cyprinoiden zu den Fischen, deren Geschlechtstheile fast ganz ausserhalb des Bauchfells liegen, weil er bei ihnen nur an der unteren

---

[1] Verhältnissmässig lang bei Esox lucius und Lota vulgaris.

[2] Rathke. Geschlechtsorgane d. Fische. pag. 140, 141.

Seite einen Bauchfellüberzug finden kann und spricht in Folge dessen dieser Familie auch echte Aufhängebänder ab[1]). Wenn ich nun auch zugebe, dass sich bei der Kürze der Peritonealduplicaturen, welche sich an die Geschlechtsorgane ansetzen, darüber streiten lässt, ob dieselbe den Namen eines Mesorchiums resp. Mesoariums verdienen, so kann ich doch nicht umhin, die Angabe Rathke's, dass gerade nur die untere Fläche der Geschlechtsdrüse vom Bauchfell überzogen ist, als eine durchaus irrthümliche zu bezeichnen. Schon der einfache Umstand, dass man bei jedem geschlechtsreifen Cyprinoiden, wenigstens beim Männchen mit dem Finger glatt zwischen Rumpfwand und lateraler Fläche des Hodens eingehen kann, ohne auf den geringsten Widerstand zu stossen, spricht dagegen. Erst in der Nähe des Vas deferens wird der Finger aufgehalten und kann die Umschlagstelle des lateralen Mesorchiumblattes bei einiger Vorsicht anspannen.

Die einzige Abweichung, welche ich im Verlauf des Mesorchiums gefunden habe, betrifft Perca, bei welchem Fisch eine Anlehnung an den unpaaren medianen Eierstock nicht zu verkennen ist. Es existirt hier nämlich, gerade als ob auch ein unpaarer Hoden vorhanden wäre, ein unpaares Mesorchium, welches vom Peritoneum parietale der Schwimmblase in der Mittellinie nach unten ziehend, sich plötzlich in zwei Blätter spaltet, die in dem tiefen Hilus der mit ihren Vas deferens in der Mittellinie innig aneinander liegenden Hoden sich inseriren. Es wird hierdurch der Anschein auch einer Verwachsung der Hoden erzeugt, durch die sich Rathke offenbar hat täuschen lassen[2]). An der unteren Fläche sind dann die Hoden ebenso durch ein unpaares Mesenterium mit dem Rectum verbunden.

Es bleibt noch übrig, der Frage einige Worte zu widmen, inwieweit die Geschlechtsorgane mit einem Bauchfellüberzug versehen sind. Ich finde nämlich, wie ich später noch ausführlicher darthun werde, entgegen den Angaben der älteren Forscher, dass auf ihrer äusseren Umhüllung eine besondere Serosa nicht nachzuweisen ist, dass vielmehr das Bauchfell an seinen Ansatzstellen sofort mit dem Gewebe der Tunica propria der Geschlechtsorgane verschmilzt. Es ragen also dieselben, nur von einer Fortsetzung des Bauchfellepithels bedeckt, scheinbar nackt in das Cavum peritoneale hinein und bieten ganz dasselbe Verhältniss dar, welches wir zuerst durch Waldeyer für den Eierstock der höheren Verte-

[1]) ibid. pag. 140. [2]) ibid. pag. 132, 141.

braten kennen gelernt haben. Da nun unsere jetzigen Anschauungen über die Genese der Geschlechtsorgane wesentlich andere sind und wir sie namentlich nicht mehr ausserhalb der Bauchhöhle entstehen lassen, sondern mit grosser Wahrscheinlichkeit ihren Ursprung in das Peritonealepithel selbst verlegen, so können wir ihnen ebenso wenig im alten Sinne einen Peritonealüberzug vindiciren, als sie, die Continuität des Peritoneums gleichsam durchbrechend, nackt in die Bauchhöhle ragen, sondern sie selbst bilden einen Bestandtheil des Peritonealepithels, welcher gemäss seiner physiologischen Bestimmung bedeutende morphologische Veränderungen durchgemacht hat.

Der feinere Bau des Hodens ist in gleicher Weise, wie seine äussere Gestalt grossen, von der periodischen Geschlechtsreife abhängigen Veränderungen unterworfen. Es sind diese um so bemerkenswerther, als sie nicht nur die Qualität und Quantität des Secrets und den zelligen Inhalt der absondernden Drüsenbestandtheile betreffen, sondern die Form der letzteren selbst in der auffallendsten Weise beeinflussen.

Der unreife Hoden, mit dem wir zunächst beginnen wollen, erscheint bei allen Fischen, er mag bei der Reife ein noch so verschiedenes Aussehen haben, fast ganz gleich gebaut. Betrachtet man einen unreifen Hoden, was bei der Durchsichtigkeit ganz gut angeht, in toto unter dem Mikroskop, so bemerkt man eine regelmässige polygonale Zeichnung an der Oberfläche und erkennt unschwer ein kleines rundes oder spaltförmiges Lumen in jedem Felde derselben. Schnitte durch das gehärtete Organ belehren uns, dass wir in dieser Zeichnung Abdrücke der Drüsenformelemente an der Tunica propia vor uns haben und geben uns zugleich über ihre Gestalt näheren Aufschluss (Fig. 1). Es ist kein Zweifel, dass dieselben als Drüsenbläschen, als Acini bezeichnet werden müssen. Nicht nur dass sie auf Zerzupfungspräparaten als solche erscheinen, auch die runden oder durch gegenseitigen Druck etwas in die Länge gezogenen Flächenbilder, welche nach allen Richtungen geführte Durchschnitte ergeben, sprechen nur für diese Auffassung.

Völlig unvereinbar damit erscheinen nun aber die Bilder, welche die Durchschnitte geschlechtsreifer Hoden liefern. Dieselben stimmen bei aller sonstigen Verschiedenheit doch darin überein, dass sie eine bedeutende Vergrösserung der ursprünglichen Drüsenformelemente darbieten: der Weg, welcher dabei im Einzelnen eingeschlagen wird, bestimmt den histologischen Charakter. Bei Vergleichung der geschlechtsreifen Hoden verschiedener Fische findet man nämlich bald,

dass diese Vergrösserung auf zweierlei Weise vor sich geht und dass hierin die Hartflosser als eine wohl charakterisirte Gruppe allen übrigen untersuchten Familien gegenüberstehen. Schon früher wurde gelegentlich bemerkt, dass die Acanthopteren sich alle durch einen tiefen Hilus, in dem das Vas deferens fast ganz verborgen liegt und eine dreieckig-herzförmige Gestalt von den übrigen Fischen scharf unterscheiden, und dieser Unterschied ist auch in dem feineren Bau ausgesprochen. Die Drüsenformelemente des geschlechtsreifen Hodens sind nämlich bei sämmtlichen von mir untersuchten Hartflossern (Fig. 3) schöne lange Schläuche, welche radiär zu dem Hilus resp. Vas deferens als Mittelpunkt angeordnet sind. An der Oberfläche des Hodens endigen diese Schläuche, welche an den gehärteten Organen der meisten Percoiden unschwer mit blossem Auge zu sehen sind, mit einer leichten kolbigen Anschwellung blind, nachdem sie sich sehr häufig kurz zuvor gabelförmig getheilt haben. Die Einmündung in das Vas deferens geschieht entweder selbstständig, oder, was weit häufiger ist, es vereinigt sich eine Gruppe von 2—6 Canälen zu einem gemeinschaftlichen kurzen Stamm; beides findet sich in der Regel bei demselben Fisch neben einander vor. Es ist dieser oft recht weite unpaare Stamm das Einzige, was ich mit dem grossen centralen Hohlraum vergleichen kann, den Vogt und Pappenheim ausnahmslos am Hoden finden und der von keinem anderen Beobachter bisher gesehen worden ist[1]). Auch von den Scheidewänden, welche nach Rathke[2]) vom Vas deferens nach den Ecken des Hodens ausstrahlen, habe ich, ausser an der hinteren Spitze kaum jemals mehr, als Andeutungen gesehen und kann dieselben nach meinen Erfahrungen als typisches Formelement des Hodens nicht gelten lassen. Im Allgemeinen stehen die Hodencanälchen auf dem Vas deferens senkrecht, eine Ausnahme davon machen nur die Canäle an beiden Enden des Hodens, welche nach dem Inneren zu convergirend verlaufen. Untereinander während ihres Verlaufs anastomosiren die Canälchen in der Regel nicht, was eben das Bild einer exquisit radiären Anordnung hervorbringt. Der beste Repräsentant dieses Hodentypus ist Perca und Lucioperca, Gobius niger hat kurze Canäle und nähert sich schon etwas dem zweiten Typus, hat aber noch einen deutlichen Hilus, bei Trachinus draco

[1]) Vogt und Pappenheim. l. c. pag. 351.
[2]) Rathke. Geschlechtsth. d. Fische. pag. 188.

dagegen ist bei einer typisch radiären Anordnung der Hilus beinahe ganz verstrichen.

Lassen wir die Tubuli überall zahlreiche Anastomosen mit einander eingehen, bis ihr Charakter bis zur Unkenntlichkeit verwischt ist, so erhalten wir die zweite bei Knochenfischen vertretene Form geschlechtsreifer Hoden. Wir können diese Form als den Cyprinoiden-Typus bezeichnen, weil diese ihn in seiner extremsten Gestalt, wie die Percoiden den tubulösen Typus repräsentiren. Den meisten Fischen dieses Typus (Fig. 2) eigen ist der Verlauf des Vas deferens auf der oberen — oft allerdings stark abgeflachten — Kante des Hodens, in welchem er nur zum Theil in einem schwach ausgeprägten Hilus verläuft. Die Drüsenelemente haben das Eigenthümliche, eigentlich weder reine Follikel noch Schläuche darzustellen, sondern durch zahlreiche Anastomosen ein System von unregelmässigen überall mit einander communicirenden Hohlräumen zu bilden, welches im extremen Falle, wie bei den meisten Cyprinoiden, das Aussehen eines Schwammes annehmen kann. Am besten fand ich diese Extreme bei Alburnus lucidus, Squalius cephalus und Rhodeus amarus vertreten, während bei Barbus fluviatilis und den Leuciscus-Arten die Formelemente trotz zahlreicher Anastomosen doch schon den Charakter von Schläuchen an sich trugen. Was die übrigen von mir untersuchten Familien anbetrifft, so schliessen sich die Clupeiden, die Esoces und Lota vulgaris ganz an die Cyprinoiden an, von den Salmoniden konnte ich nur Osmerus eperlanus geschlechtsreif untersuchen, welcher bis auf das abweichende Verhalten des Vas deferens sich ebenfalls als in diese Categorie gehörig erwies[1].

Wie kommt nun dieser verschiedene Bau des geschlechtsreifen Hodens zu Stande bei der grossen Gleichartigkeit, welche wir überall im unreifen Zustande antreffen? Offenbar handelt es sich um ein selbständiges Auswachsen der Drüsenformelemente nach einem bestimmten Wachsthumsgesetz und nicht nur um eine mechanische Ausweitung durch das angehäufte Sperma, da, von allen anderen Bedenken gegen diese Annahme abgesehen, die Drüsenelemente schon zu einer Zeit, wo noch gar kein reifes Sperma vorhanden ist, ihre charakteristische Gestalt angenommen haben. Der unreife Hoden besteht sowohl bei der einen, als auch bei der anderen Gruppe aus Follikeln,

[1] Während Rathke bei der geschlechtsreifen Forelle von Schläuchen spricht. (Geschlechtsth. d. Fische. pag. 185.)

welche anfangs keinen grossen Unterschied erkennen lassen, doch bemerkt man schon an denen des Cyprinoiden-Typus zahlreiche Anastomosen, von denen die des anderen Typus nichts zeigen. Um die Vergleichung zwischen beiden Formenkreisen in ihrem ganzen Umfange durchführen zu können, fehlen mir allerdings die vollendeten Jugendzustände [1]) der Hoden mit exquisit tubulösem Bau, wie die der Percoiden. Die frühesten Zustände, deren ich hier habhaft werden konnte, zeigten zwar noch Drüsenformelemente, die nur wenig länger als breit waren und ganz gut noch als Acini bezeichnet werden konnten, andererseits aber liess sich nicht verkennen, dass durch den deutlichen Hilus und die ebenfalls deutliche radiäre Anordnung der Acini schon ein Schritt weg von der gemeinschaftlichen Jugendform zum Reifezustand geschehen war. Hiermit in Einklang stand aber auch, dass schon Spermatozoenentwicklung, wenn auch in ihren Anfängen vorhanden war und wir sind daher sehr wohl zu dem Schluss berechtigt, dass die weiter zurückliegenden Jugendformen bei Percoiden ebenfalls sich unter das allgemeine

[1]) Meine Angaben beziehen sich besonders auf diese, weil wohl eine Jugendform mit Sicherheit als solche bestimmt werden kann, ein Rückbildungsstadium aber sich weit schwerer von der Jugendform unterscheiden lässt. Hierzu kommt noch der eigenthümliche, bisher noch gar nicht gewürdigte Umstand, dass wenigstens bei unseren einheimischen Süsswasserfischen das Stadium der Rückbildung, wie es ja nach der Entleerung der Geschlechtsproducte eintreten muss, nur äusserst kurze Zeit andauert. Ich schliesse dies aus der grossen Schwierigkeit, frisch abgelaichte Thiere oder unzweifelhaft ausgewachsene mit vollkommener Rückbildung der Genitalien zu erhalten, besonders aber aus der Beobachtung, wie schnell ganz allgemein nach Ablauf der Laichzeit sich schon wieder die ersten Entwicklungsstufen der Geschlechtsproducte zeigen. Dies geht soweit, dass viele der im Sommer laichenden Fische, wenigstens die Männchen, gegen Anfang des Winters schon wieder vollkommen geschlechtsreif sind. Alle Hechte, Barsche, Acerina, mehrere Cyprinoiden (Cobitis, Leuciscus-Arten) fand ich zwischen October und November in einem Zustand, der sich in Nichts von der Geschlechtsreife unterschied. Aus der Geschlechtsöffnung liess sich ein weisser klebriger Saft ausdrücken, welcher unzählige sich lebhaft bewegende Spermatozoen enthielt, derselbe quoll auch in Menge von jeder Schnittfläche des Hodens, höchstens das Vas deferens war noch nicht so prall mit Sperma gefüllt, als es zur Laichzeit der Fall zu sein pflegt. Auch die Weibchen zeigen, wenngleich sie von völliger Reife viel weiter entfernt sind, immerhin eine im Verhältniss zur Jahreszeit ungewöhnlich vorgeschrittene Entwicklung, welche nicht viel hinter der in den ersten Frühlingsmonaten zurücksteht. Es scheint daher bei diesen Fischen, falls die Erscheinung eine allgemeine sein sollte, die Production der Geschlechtsstoffe im Winter beinahe stillzustehen —, was wohl ganz ungezwungen aus der spärlichen Nahrungsaufnahme in dieser Jahreszeit sich erklären lässt (vergl. übrigens auch His, l. c. p. 28 ff.).

Bild, das ich vom unreifen Hoden gegeben habe, werden einreihen lassen. Jedenfalls aber findet die Volumszunahme des Hodens gegen die Geschlechtsreife bei den Acanthopteren hauptsächlich durch Längenwachsthum ihrer Drüsenformelemente statt, während die Vergrösserung bei den Fischen des Cyprinoiden-Typus mehr eine allseitige nach allen Richtungen hin gleichmässig stattfindende ist. Die auffallende Art der Geschlechtsreife des tubulösen Hodens ist der Aufmerksamkeit Rathke's[1]) sowohl als auch Dufossé's[2]) nicht entgangen, alle übrigen Beobachter scheinen die Sache übersehen zu haben[3]), wahrscheinlich weil sie zu ausschliesslich nur den geschlechtsreifen Hoden berücksichtigten.

Ein Fisch unter den Acanthopteren, der Blennius sanguinolentus, zeigt die merkwürdige, aber wie ich finde, auch schon von dem unübertrefflichen Beobachter Rathke beschriebene[4]) Eigenthümlichkeit, dass man an demselben Exemplar (von mir wurde der Fisch im September untersucht) den Zustand vollkommener Rückbildung und vollkommener Reife neben einander beobachten kann (Fig. 4). Zieht man nämlich von dem Hilus dieses Hodens einen Radius nach der Peripherie, so trennt eine durch den Halbierungspunkt dieses Radius gezogene halbmondförmige, der Peripherie des Hodens parallele Linie denselben in einen reifen und unreifen Theil; und zwar ist der unreife Theil (Fig. 4*b*) der dem Hilus zunächst liegende und wird von dem reifen (Fig. 4*a*) wie von einer Kappe umgeben. Eigenthümlicher Weise ist dieser unreife Theil so vollkommen rückgebildet, wie man sonst schwer bei Fischen findet[5]). Bei Betrachtung mit blossem Auge oder bei schwacher Vergrösserung ist die Grenzlinie zwischen beiden Partien eine vollkommen scharfe: es scheinen lange geschlängelte Canäle einem mit ihnen in gar keiner Verbindung stehenden drüsigen Or-

---

[1]) Rathke. Geschlechtsth. d. Fische. pag. 185.

[2]) »Pendant les mois de novembre et décembre ces caecums sont en partie oblitérés et tellement courts, que ceux qui sont simples ressemblent à des cryptes, et que chacun de ceux qui ont des rameaux a l'aspect d'un groupe de follicules. Dans les mois suivants il prennent successivement de l'accroissement. Aux approches du frai, et pendant toute sa durée, ils constituent des tubes . . . .« Dufossé, l. c. pag. 306.

[3]) Die einzige mir sonst noch bekannte Erwähnung unreifer Hoden findet sich bei Vogt, der bei der Forelle die »Tubes« ausserhalb der Laichzeit aber nur »beaucoup plus rétrécis« findet. Anat. d. Salmon. pag. 85.

[4]) Rathke. Müll. Arch. 1836 pag. 178. Merkwürdiger Weise verwechselt Rathke die beiden Theile des Hodens mit einander und lässt den unreifen Theil den peripherischen, den reifen den centralen sein.

[5]) s. Anm. 1 auf pag. 522.

gane aufzusitzen. Mustert man aber die Grenze unter stärkeren Vergrösserungen, so bleibt sie zwar nicht minder scharf, man sieht aber, dass die einzelnen Canälchen sich in den unreifen Theil fortsetzen und dass die Grenze quer durch dieselben hindurchgeht, so zwar, dass eine fast reife Spermatozoenmutterzelle unmittelbar an das dem unreifen Hoden eigenthümliche, später näher zu besprechende Epithel stiess. Hier war es nun interessant zu vergleichen, wie von den Canälchen im unreifen Theil keine Spur mehr vorhanden war, indem an der Grenze die langen Canäle plötzlich zu kurzen Follikeln einschrumpften, deren Lumen man nur bisweilen an dem Sperma erkennen konnte, welches aus dem reifen Theil schon in sie hineingedrungen war. Wie es scheint, schreitet hier die Spermatozoenbildung langsam von der Peripherie gegen den Hilus vor und in dem Maasse, als die Drüsenzellen in dieselbe hineingezogen werden, strecken sich die Acini und wachsen zu langen Schläuchen aus, so dass dieser interessante Fisch uns die Veränderungen, welche der reifende Hoden im Laufe der Zeit durchmacht, an ein und demselben Object neben einander zeigt.

Der feinere Bau der Hodencanälchen, wie ich jetzt die Drüsenelemente ganz allgemein nennen will, ist folgender. Zerzupft man unreife Hoden — bei reifen bin ich ihrer überaus grossen Weichheit wegen nie zu einem befriedigenden Resultat gekommen — so fällt es zunächst auf, dass es nie gelingt, einzelne Acini zu isoliren. Man bekommt allerdings leicht grössere und kleinere Gruppen von solchen, welche fast immer an Stücken der Tunica propria festsitzen, aber weitere Isolationsversuche führen nur zur Zerstörung derselben. Zerzupft man Hoden, welche 24 Stunden lang in der bekannten, sehr verdünnten Chromsäure gelegen haben, so erhält man neben freien Epithelzellen oder Gruppen von solchen grössere oder kleinere Bruchstücke eines Fachwerks, meist ebenfalls im Zusammenhang mit einem Stück der Tunica propria, in welchem man oft noch an beiden Seiten ein und derselben Scheidewand Reste des Epithels in seiner ursprünglichen Lagerung erblickt. Völlig übereinstimmend mit diesem Befund ist das Ergebniss an Schnitten gehärteter Hoden. Man erkennt hier die Scheidewand zwischen zwei Canälchen resp. Acini als eine doppelt contourirte Linie, welche das Lumen zweier Canäle von einander trennt. Mit grosser Sicherheit ist dies Verhalten zu erkennen, wenn, wie dies bisweilen der Fall ist, das Epithel unter dem Einfluss der Erhärtungsflüssigkeit etwas geschrumpft ist und sich in zusammenhängender Schicht von der Unterlage abgehoben

hat. Ich glaube mich nach diesen Beobachtungen zu dem Schluss berechtigt, dass die Hodencanälchen durch kein interstitielles Gewebe von einander getrennt sind und auch keine Tunica propria im gewöhnlichen Sinne des Worts besitzen, sondern vielmehr ein System von Hohlräumen darstellen, deren Scheidewände einerseits von der Tunica propria des Hodens entspringen, andererseits, wie dies später noch näher erörtert werden wird, unmittelbar in die Scheidewände des Vas deferens übergehen. Wo Blutgefässe zwischen den Hodencanälchen verlaufen, verschmilzt ihre Adventitia mit der Scheidewand. Ich bin mir allerdings bewusst, durch diese Auffassung in scharfen Gegensatz zu sämmtlichen früheren Autoren, welche alle eine structurlose Propria und ein Zwischengewebe annehmen, zu treten und mich von dem noch heute gültigen Drüsenschema weit zu entfernen, indessen liegen die Verhältnisse bei Perca z. B. und Alosa vulgaris, wo sich das Fachwerk durch Auspinseln isolirt darstellen lässt, so klar, dass ich ihr bisheriges Uebersehen nur mangelhaften Hülfsmitteln oder unzulänglicher Beobachtung zuschreiben kann[1]).

Die Dicke dieses Fachwerks ist nun sehr verschieden. Bei fast allen Acanthopteren nimmt es entsprechend der stärkeren Entwicklung des Vas deferens so an Stärke zu, dass es bei jugendlichen Formen ein mächtiges Gerüst bildet, gegen welches die zelligen Elemente sehr zurücktreten. Dieses im Wesentlichen bindegewebige Gerüst, in das vom Vas deferens aus bis in die feinsten Verzweigungen überall reichlich glatte Muskeln ausstrahlen, kann leicht als stark entwickeltes interstitielles Gewebe imponiren, aber es ist auch hier nicht schwer, sich zu überzeugen, dass keine besondere Tunica propria der Drüsencanälchen existirt. Besonders lehrreich hierfür ist die Vergleichung des reifen Organs, wo diese dicke Zwischenwand sich zu einer feinen Lamelle ausgezogen hat. Von den übrigen Fischen besitzt nur Esox ein stärker entwickeltes Fachwerk, bei den anderen (Cyprinoiden, Clupeiden etc.) besteht es ausnahmslos aus feinen structurlosen Membranen von fein granulirtem Aussehen. Wo sich dieselben isoliren lassen, tragen sie überall eine fast

---

[1]) Nur Vogt und Pappenheim haben die von der Tunica propria entspringenden Scheidewände gesehen, lassen sie aber ausdrücklich an der Bildung der Samencanälchen keinen Antheil nehmen. Ich beziehe wenigstens darauf die »prolongements de l'enveloppe fibreuse, qui viennent separer ces conduits en pénétrant dans l'intérieur du testicule; mais il est facile«, fahren sie fort, »de se convaincre, que ces trames cellulaires ne prennent pas véritablement part à la composition des tubes séminifères« (l. c. pag. 352).

zusammenhängende Schicht glatter Muskeln, welche dem Längsdurchmesser der Scheidewand parallel laufen; ob aber dieses Vorkommen von glatten Muskeln ausnahmslos ist (Cyprinoiden?), habe ich nicht constatiren können. Ich führe übrigens auf diesen Mangel an interstitiellem Gewebe die grosse Weichheit des Organs zurück, welche besonders am geschlechtsreifen Hoden ganz auffallend ist.

Ein typisches Epithel der Drüsenelemente darf man beim Hoden bekanntlich nur bei unerwachsenen oder im Ruhezustand befindlichen Organen suchen. Wir müssen uns also zu diesem Zweck an den acinös gebauten Hoden wenden. Hier findet man nun in der That mit Leichtigkeit ein charakteristisches Epithel, welches die Wände der Acini selten in einfacher, meist, besonders an den blinden Enden in mehrfacher Lage bekleidet und nur ein schmales Lumen in der Mitte freilässt. Es besteht dasselbe aus mittelgrossen rundlich walzenförmigen Zellen mit leicht körnigem Inhalt und ohne deutlich wahrnehmbare Membran, welche besonders durch ihren grossen glänzenden Kern ausgezeichnet sind. Derselbe zeigt in seinem Innern mehrere Kernkörperchen und nimmt oft den ganzen Raum der Zelle soweit ein, dass man nur noch einen schmalen Protoplasmasaum um ihn bemerkt. An Ort und Stelle untersucht, sind die Zellen durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattet, isolirt stellen sie mehr kubische Gebilde dar, welche in Wasser schnell zu kugelrunden Blasen aufquellen. Zerzupft man in Chromsäure macerirte Hoden, so erhält man übrigens selten isolirte Epithelien, dagegen in grosser Menge freie Kerne, welche an ihrer Gestalt, ihrem stärkeren Lichtbrechungsvermögen und den ihnen anhaftenden Protoplasmaresten leicht als solche zu erkennen sind[1]).

In weiter entwickelten Hoden findet man natürlich nicht das ursprüngliche Epithel mehr, sondern die Spermatozoenbildung mehr oder minder weit fortgeschritten. Da nur eigens darauf gerichtete Untersuchungen in diese überaus schwierige Frage Licht bringen können, so halte ich nach den wenigen Beobachtungen, die ich gemacht habe, eine nähere Besprechung für zwecklos und will mich damit begnügen, auf Folgendes im Vorübergehen hinzuweisen.

Der erste Schritt zur Spermatozoenbildung scheint mir eine Kernvermehrung zu sein und zwar findet dies nicht gleichmässig statt, sondern es sind zuerst in jedem Acinus nur wenige, oft nur

[1]) Voer ist der einzige, der dies Epithel bisher gesehen hat. Anat. d. Salmones. pag. 85.

eine einzige Zelle, welche damit beginnt, während die übrigen noch im Ruhezustand verharren. Hierauf verschwindet, ohne Zweifel wohl durch Wiederholung dieses Processes das ursprüngliche Epithel schnell und man findet nur noch grosse Zellen, welche mit kleinen sich in Carmin und Hämatoxylin auffallend stark färbenden Inhaltskörperchen dicht gedrängt erfüllt sind. In diesen Zellen nun und aus diesen Körperchen, die ich für Abkömmlinge der ursprünglichen Zellkerne halte, bilden sich die Spermatozoen, über deren Wachsthum und Freiwerden ich um so weniger Beobachtungen zu verzeichnen habe, als die Knochenfische hierfür der Feinheit und schwierigen Sichtbarkeit der Spermatozoenschwänze wegen das denkbar ungünstigste Object abgeben[1]. Interessant ist es dagegen, dass schon mitten in der Laichzeit, an Canälen, die noch strotzend mit reifem Sperma erfüllt sind, schon wieder die Regeneration des ursprünglichen Epithels und wie es scheint, mit grosser Schnelligkeit vor sich geht. Man sieht nämlich dann (besonders schön fand ich es bei Clupea, Cobitis fossilis, Esox, Acerina) an der Wand der Samencanälchen grosse vielkernige Protoplasmamassen liegen, an denen keine deutlichen Zellgrenzen zu unterscheiden sind, während man an anderen Stellen schon ganze Lagen des ursprünglichen Epithels mit seinen charakteristischen grossen Kernen findet. Die oben erwähnten Protoplasmamassen sind ohne Zweifel nichts Anderes, als die von ihrem Inhalt befreiten Bildungszellen der Spermatozoen und aus ihnen gehen dann auf irgend eine Weise, vielleicht durch Heranwachsen der Kerne und Zerfall der Mutterzellen in ebensoviel Tochterzellen, als Kerne da sind, wieder die ursprünglichen Epithelzellen hervor.

Die Tunica propria des Hodens ist frisch, wegen ihres Zusammenhanges mit dem Maschennetz des Inneren, schwer zu isoliren, besser gelingt es, wenn man den Hoden etwas in Wasser macerirt, wobei sie quillt und sich stückweise abziehen lässt. Sie ist in frischem Zustand homogen, fein granulirt, sehr gefässreich und zeigt einzelne die Gefässe begleitende Züge von elastischen Fasern und vielleicht auch glatten Muskeln, welche von den Scheidewänden des Hodens in sie

---

[1] Vgl. z. B. Vogt, Anat. d. Salmon. pag. 85., Prévost, Ann. sc. nat. 1830, pag. 167, Stannius, l. c. pag. 273, Anm., Cuvier und Duvernoy, Leçons d'anat. comp. 2. édit. tom. VIII pag. 149 etc. — Ueber Spermatozoenentwicklung siehe auch die vereinzelten, mit den meinigen im Ganzen übereinstimmenden Beobachtungen bei Vogt, l. c. pag. 85 und Stannius, l. c. pag. 273 Anm.

ausstrahlen. Bei den Percoiden bilden die glatten Muskeln sogar eine gut entwickelte zusammenhängende Längsschicht. Jedenfalls habe ich mehrere Schichten, von denen eine der Serosa, eine der eigentlichen Propria entspräche, niemals finden können. Das Plattenepithel des Bauchfells dagegen geht auf den Hoden über und versieht seine ganze Bauchhöhlenfläche mit einem zusammenhängenden Ueberzuge.

Das Vas deferens, welches, von aussen gesehen, ein am Hoden seiner ganzen Länge nach verlaufender einfacher Canal zu sein scheint, stellt bei näherer Betrachtung ein von einem vielfächerigen Balkennetz begrenztes Lacunensystem vor, in dessen Maschen die Hodencanälchen ihren Inhalt ergiessen. Auch das Aussehen des Vas deferens ist je nach der Stufe der geschlechtlichen Entwicklung des Hodens ein verschiedenes. Am geschlechtsreifen Hoden, wo seine Structur am leichtesten zu erkennen ist, bildet es ein entweder ganz im Hilus gelagertes (Acanthopteren Fig. 3) oder halb über ihn frei herausragendes (Cyprinoiden etc. Fig. 2) System von Lacunen, welches nach aussen von einer Membran begrenzt wird, die die unmittelbare Fortsetzung der Tunica propria darstellt. Der ganze zwischen dieser Membran und dem Hoden entstehende Raum wird nun von Längs- und Querwänden, welche sich hier an die Grenzmembran, dort an die Seitenwände der Hodencanälchen ansetzen, nach allen Richtungen durchzogen und so in ein Maschennetz verwandelt, dessen Maschen überall unter einander und mit den Hodencanälchen communiciren. Bei Fischen, die neben einem stark entwickelten Vas deferens auch ein starkes Hodengerüst besitzen, wie der Barsch, macht es in der That nur die epitheliale Auskleidung möglich, zwischen Vas deferens und Hodensubstanz eine scharfe Grenze zu ziehen, indem das Gerüst beider continuirlich in einander übergeht. Die Maschen des Vas deferens stellen im Allgemeinen Längsspalten dar, welche bisweilen eine concentrische Anordnung zeigen, indem sich um einige grössere Hohlräume in der Mitte seitlich kleine herumlagern. Nach hinten fliessen die kleineren Lacunen in wenige grössere zusammen, welches Verhältniss auch durch die Vereinigung beider Vas deferentia zuerst nicht wesentlich gestört wird. Erst wo das gemeinschaftliche Vas deferens enger zwischen Rectum und Urethra zu liegen kommt, fliessen auch die letzten Hohlräume zu einem einfachen Canal zusammen, der zwischen beiden als langgezogene Querspalte bis zu seiner Mündung in die Cloake verläuft. In der Mitte des Vas deferens, in einen der grössten Balken eingelagert, habe ich besonders bei Perca und Verwandten mit einer gewissen

Regelmässigkeit die Hauptarterie des Hodens ziehend gefunden, deren feinere Verzweigungen genau dem Balkenwerk des Vas deferens und später dem des Hodens folgen (Fig. 4 *c*). Das Verhältniss der Hodencanälchen zum Vas deferens ist bei den Acanthopteren schon besprochen, bei den Fischen des Cyprinoiden-Typus scheint es so zu sein, dass ein System von Canälchen zu einem kurzen gemeinschaftlichen Stamme zusammenfliesst, der mit allmäliger Erweiterung unmittelbar in eine Lacune des Vas deferens übergeht. Oft sieht man von einer Lacune schmale Spalten sich weit in das Innere des Hodens hineinerstrecken, in welche überall fächerförmig Samencanälchen münden. Dass an den Mündungen der Epithelialbelag der Canälchen oft frei mit abgerundetem Ende in den Binnenraum des Vas deferens hineinragt (Fig. 1 *c*) hat schon RATHKE bemerkt[1]). Gegen das hintere Ende des Hodens zu, wo auch die Maschen des Vas deferens spärlicher und weiter werden, werden auch bei manchen dieser Fische (Squalius Cephalus, Alburnus) die Hodencanälchen weiter und unregelmässiger, so dass der ganze Querschnitt ein System von weiten, überall mit einander communicirenden und mit Sperma gefüllten Hohlräumen darstellt, an denen der Antheil des Hodens und des Vas deferens nur durch die epithelialen Elemente des ersteren auseinander gehalten werden kann.

Das wesentliche histologische Element des Vas deferens ist die glatte Muskelfaser. Sowohl die äussere Wand, als auch das Balkenwerk des Inneren bestehen aus mehrfachen Lagen glatter Muskeln, welche meist der Längsachse des betreffenden Balkens parallel verlaufen. Eingebettet sind sie in ein spärliches, undeutlich streifiges Bindegewebe, welches Züge von Bindegewebszellen und ausgezeichnet lange korkzieherförmige Fasern von der Natur der elastischen trägt. Das Bauchfell verschmilzt mit dem Vas deferens vollkommen und ist als eine besondere Schicht nicht nachzuweisen, nur dass bei Fischen, deren Bauchfell pigmentirt ist, Pigmentzellen in den äusseren Schichten des Vas deferens zwischen beiden Platten des Mesorchiums verlaufen und sich oft auch noch darüber hinaus verbreiten (Fig. 1 *c*). Aussen ist das Vas deferens von einer Fortsetzung des Bauchfellepithels überzogen, das Lacunensystem des Inneren ist von einem einschichtigen, spindelförmigen Plattenepithel ausgekleidet, dessen Zellen eigenthümlich unregelmässig geschwungen sind. Ein Flimmerepithel,

---

[1]) RATHKE. Geschlechtsth. d. Fische. pag. 189.

das Vogt und Pappenheim hier beschreiben[1]), habe ich nie finden können.

Gegenüber diesem entwickelten Zustande setzt sich das Vas deferens bei unreifen Thieren nur aus einigen wenigen und schmalen Hohlräumen zusammen, welche in den kaum erkennbaren Hilus eingelagert sind (Fig. 1). Bei den jüngsten Zuständen, die ich untersuchte, ging die Tunica propria sogar einfach über den Hilus hinweg, in dessen Innerem Scheidewände noch ganz fehlten. Dieselben scheinen sich bei eintretender Geschlechtsreife sehr rasch zu entwickeln, resp. zu vermehren, denn schon lange, bevor sich reifes Sperma im Hoden findet, ist das Lacunensystem schon vollkommen ausgebildet und unterscheidet sich von dem des reifen Hodens nur durch die Dicke seiner Wandungen und den fehlenden Inhalt. Ist das Vas deferens mit Sperma gefüllt, so sind die Wände seiner Lacunen gegen früher stark, oft um das 6—8fache verdünnt: dass es sich aber nur um eine mechanische Dehnung durch angehäuftes Secret handelt, erkennt man leicht, wenn man die Durchmesser der Hohlräume einer Vergleichung unterzieht.

Von diesem typischen Bau des Vas deferens sind mir nur wenig Abweichungen bekannt geworden und zwar betreffen dieselben Gobius niger, Blennius sanguinolentus und Osmerus eperlanus. Bei Gobius niger, dem ich später eine genauere Betrachtung widmen will, sind die gewöhnlichen Verhältnisse durch starke Entwicklung der sogenannten Samenblasen alterirt worden, die beiden anderen Fische zeichnen sich dadurch aus, dass sie ein langes freies und im Verhältniss zum Hoden sehr dünnes Vas deferens haben. Bei Blennius bildet dasselbe (Fig. 4 *d*) auch schon, wenn es am Hoden hinläuft, einen einfachen Canal, genau von dem Aussehen der Urethra bei Fischen. Es trägt nämlich auf einer mehrfach gefalteten Mucosa ein schönes grosses Cylinderepithel, das vielleicht auch flimmert (leider habe ich es nicht frisch untersuchen können), worauf nach aussen eine Ring- und dann eine Längsfaserschicht glatter Muskeln folgt. Gegen die Mündung zu verengern sich beide Vas deferens beträchtlich und rücken nahe an einander, zusammen mit der Urethra von einer dicken Kreisschicht glatter Muskeln umgeben, ihre Mündung ist aber, wie schon oben bemerkt, getrennt — der einzige bekannte Fall bei Fischen.

Ganz ähnlich ist das Vas deferens von Osmerus gebaut, nur

[1]) l. c. pag. 353.

zeigt dasselbe die Eigenthümlichkeit, dass ein am Hoden hinlaufender Theil desselben nicht existirt, sondern dass es erst an der hinteren Spitze des Hodens durch Zusammenfluss der letzten Canälchen desselben entsteht. Da sich also nur diese letzteren unmittelbar in das Vas deferens öffnen, so muss für den Abfluss des Sperma eine fortlaufende, ohne Zweifel durch Queranastomosen bewirkte Verbindung sämmtlicher Canälchen durch die ganze Länge des Hodens stattfinden.

Zum Schluss lasse ich noch eine kurze Besprechung einiger abweichenden Formen folgen, welche mir bei meinen Untersuchungen aufgestossen sind. Ich beginne mit dem merkwürdigen Hoden von Syngnathus acus (Fig. 5), welcher nicht nur nach einem ganz verschiedenen, sondern zugleich so auffallend einfachen Typus gebaut ist, dass er selbst in der ganzen Reihe der Wirbelthiere kein Analogon aufzuweisen hat. Obgleich zwei berühmte Forscher, Rathke und Siebold diesen eigenthümlichen Hoden schon vor längerer Zeit genau und richtig beschrieben haben [1], so scheint er doch wieder der Vergessenheit anheimgefallen zu sein, da er in allen mir bekannten Fachschriften sowohl, als Lehrbüchern mit Stillschweigen übergangen wird. Es sind die Hoden bei Syngnathus nämlich nichts weiter, als zwei lange, cylindrische, halb durchsichtige Schläuche, welche sich kurz vor der Geschlechtsöffnung mit einander vereinigen. Schneidet man einen dieser Schläuche an, so fallen seine Wände sofort zusammen unter Entleerung einer in verschiedenem Grade trüben bis milchweissen Flüssigkeit, welche unzählige Zellen mit stark granulirtem Inhalt suspendirt enthält. Auf Querschnitten sieht man, dass dieser Schlauch grösstentheils aus ringförmig angeordneter glatter Muskulatur besteht, welche durch Bindegewebssepten in einzelne Schichten abgetheilt sind. Gegen aussen zu mischen sich den Quermuskeln Längsmuskeln bei, welche oft eine fast ununterbrochene äussere Schicht bilden können (Fig. 5 *c*), zu innerst endlich gewahrt man auf einer dünnen schwach längsgefalteten Bindegewebslage ein einschichtiges kurzes Cylinderepithel (Fig. 5 *a*). Rathke, der als der Entdecker dieser merkwürdigen Hodenform zu gelten hat, hielt den Hoden seines abweichenden Baues wegen für ein junges Ovarium und das einschichtige Epithel für junge Eier, — »wäre

[1] Rathke. Müll. Arch. 1836, pag. 182. v. Siebold. Ueber die Geschlechtswerkzeuge von Syngnathus und Hippocampus. Arch. f. Naturgesch. 1842. pag. 292.

aber jene Vermuthung irrig«, so fährt der treffliche Forscher fort, (l. c. »so haben die Hoden dieser Fische einen Bau, wie ich ihn bis jetzt bei keinem anderen Fisch weiter gesehen habe«. Rathke hatte ohne Zweifel noch keine gut entwickelten Eierstöcke gesehen, Siebold, welcher die ganz typisch gebauten, lebhaft orangerothen Eierstöcke, welche sich ausserdem ganz ausschliesslich bei den Individuen ohne Brüttaschen finden, kennt. tritt mit Entschiedenheit für die Hodennatur der betreffenden Gebilde ein und ich habe keinen Grund, ihm zu widersprechen. Merkwürdig ist noch, dass Rathke sowohl wie Siebold den Hoden in demselben Stadium gesehen zu haben scheinen, in dem auch ich ihn gesehen habe und das nothwendig als rückgebildet gelten muss: es wäre interessant zu wissen, welche Veränderungen hier die Geschlechtsreife hervorbringt.

Ein zweites, nicht minder merkwürdiges Gebilde ist der angebliche Hoden des Aals, das Lappen- oder Syrski'sche Organ, wie es nach seinem Entdecker genannt werden kann. Es ist dieses Gebilde von Syrski sehr genau in seinen makroskopischen Verhältnissen beschrieben [1]) und kürzlich von Freud auch auf seinen feineren Bau hin genauer untersucht worden [2]). Da letzterer aber, wie es scheint, von den männlichen Geschlechtsorganen anderer Teleostier keine auf eigene Anschauungen gegründete Kenntnisse besass, so ging ihm natürlich jeder Anhaltspunkt zur Vergleichung ab und er musste sich mit der Fragestellung begnügen, ob das Organ überhaupt ein drüsiges sein könnte, was fast rückhaltslos zu Gunsten der Drüsennatur entschieden wurde. Im Bewusstsein, mich auf eine verhältnissmässig grosse eigene Erfahrung in diesem Gebiete stützen zu können, ging ich mit einiger Erwartung an die Untersuchung des Lappenorgans, von dem mir ein Exemplar durch Herrn Dr. Jacoby in Zürich gütigst mitgetheilt worden war, und hoffte, die Frage nach der Hodennatur dieses Gebildes der Lösung wieder etwas nähern zu können. Das Resultat war indessen eine Enttäuschung, denn das Lappenorgan, in Bezug auf dessen Bau ich die Freud'sche Beschreibung, soweit dies mit dem spärlichen Materiale möglich, vollkommen bestätigen kann, erwies sich als ein von dem typischen Teleostierhoden so verschiedenes Gebilde, dass es allein auf die Befunde der histologischen

[1]) Syrski. Ueber die Reproductionsorgane des Aals. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wissensch. Bd. LXIX, Abth. 1.

[2]) S. Freud. Beobachtungen über Gestaltung und feineren Bau der als Hoden beschriebenen Lappenorgane des Aals. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. Bd. LXXV, 1. Abth 1877.

Untersuchung hin nicht mit positiver Sicherheit für einen Hoden erklärt werden darf. Immerhin jedoch muss ich ausdrücklich bemerken, dass andererseits nicht nur Nichts dagegen spricht, sondern sogar eine grosse Wahrscheinlichkeit für die Hodennatur des fraglichen Gebildes vorhanden ist. Wenn dasselbe auch in einigen Punkten von jedem bisher bekannten Teleostierhoden abweicht, so ist es doch seinem Bau nach von dem typischen Organ weniger verschieden, als z. B. der Eierstock desselben Thieres von den Eierstöcken anderer Knochenfische, um von solchen Anomalien, wie sie uns Syngnathus darbietet, ganz zu schweigen. Denkt man sich in einem Hoden mit starkem Zwischengewebe (Perca etc.) dasselbe noch mehr vermehrt bei einem gleichzeitigen Zurücktreten der Drüsenelemente, so haben wir im Wesentlichen das Syrski'sche Organ vor uns. Das einzige, was dasselbe ohne Analogon bei Knochenfischen lassen würde, ist der Mangel eines mit der Drüse selbst zusammenhängenden Vas deferens, doch lehrt uns das Beispiel der weiblichen Salmoniden, dass dergleichen Abweichungen in ihrer morphologischen Bedeutung nicht überschätzt werden dürfen. Hoffentlich wird es gelingen, auch bald die geschlechtsreifen Formen des Syrski'schen Organs aufzufinden und so seine Hodennatur ausser allen Zweifel zu stellen[1]).

Unter den zahlreichen Anhangsorganen, welche die männlichen Geschlechtsorgane der Teleostier auszeichnen, erregen die sogenannten Samenblasen des Gobius niger darum unser besonderes Interesse, weil dieselben nach Hyrtl's Entdeckung in untrennbarem Zusammenhang mit dem Hoden stehen und als Testiculi succenturiali angesprochen werden können[2]. Die äussere Form dieser Gebilde ist schon von Rathke[3] und Hyrtl so genau beschrieben worden, dass ich nicht näher darauf einzugehen brauche, auch der innere Bau ist in seinen Grundzügen von diesen Forschern schon richtig erkannt worden. Die sogenannte Samenblase ist nämlich durch ein Netzwerk von Balken in lauter Hohlräume getheilt, welche vielfach mit einander communiciren und also ein typisches cavernöses Gewebe

---

[1]) Abbildungen vom Längs- und Querschnitt des Syrski'schen Organs sind noch nicht gegeben worden und ich würde gern diesem Mangel abgeholfen haben, allein das einzige mir zu Gebote stehende Exemplar schien zu den von Freud erwähnten Jugendformen zu gehören und hätte also keine charakteristischen Bilder geliefert.

[2]) Hyrtl. l. c. pag. 397.

[3]) Rathke. Müll. Arch. 1836, pag. 179.

darstellen. Die Form der Maschen ist überwiegend oblong, ohne dabei andere Formen auszuschliessen, ihre Grösse ist wechselnd, wobei die grössten gewöhnlich in der Mitte, die kleinen an den Rändern liegen. Die grösseren sind ähnlich wie die Lungeninfundibula häufig durch vorspringende Scheidewände in eine Anzahl von Alveolen getheilt. Die Scheidewände haben ganz den Charakter des Hodengerüstes: sie sind sehr dünn und ganz homogen, glatte Muskeln habe ich in ihnen nicht bemerken können. Die Hohlräume sind von einem einschichtigen, cubischen, niedrigen Epithel mit schönen grossen Kernen ausgekleidet.

Mit ihren hinteren Enden nun hängen die Samenbläschen direct mit dem Hoden zusammen, indem ihre ganz gleich gebauten Alveoli unmittelbar an die hier auch sehr verkürzten Hodencanälchen grenzen und zwar geschieht dies in sehr unregelmässiger Weise, so dass an einer Stelle das Samenbläschen ein Stück in den Hoden hineinragt, an einer anderen umgekehrt ein Lappen des Hodens in das Samenbläschen vorspringt, eine directe Communication der Hohlräume beider Organe habe ich aber nie constatiren können. Das Vas deferens bildet auch hier einen einfachen Canal, welcher, so lange es am Hoden verläuft, von dem tiefen Hilus vollkommen umschlossen wird. An der hinteren Spitze des Hodens verschmilzt es mit dem Samenbläschen seiner Seite, indem es in eine mässige Anzahl von Hohlräumen ganz vom Charakter derer des Samenbläschens zerfällt, welche an dasselbe herantreten, noch eine Zeit lang ihre Selbständigkeit behalten, schliesslich aber vollkommen in ihm aufgehen. Gegen die Mündung zu entsteht am Grunde der Samenbläschen, welche nach dem Gesagten also nur Erweiterungen des Vas deferens darstellen, ein grösserer Hohlraum, in den von oben her die hier sehr in die Länge gezogenen Alveoli fächerförmig einmünden. Die beiden Vesiculae seminales bleiben bis zur Mündung in die Papille, welche einen Penis spurius repräsentirt, vollkommen von einander getrennt, über das nähere Verhältniss derselben zu ihnen sowohl, als auch zu Urethra und Rectum habe ich an meinen Präparaten nicht den gewünschten Aufschluss erhalten können.

Ich fand ausserdem noch Gelegenheit, die von Hyrtl bei Cobitis fossilis[1] entdeckten Samenblasen zu untersuchen, welche eben-

[1] Hyrtl, l. c. pag. 397. Nach Hyrtl wird bei Cobitis von dem vorderen Ende des rechten Hodens ein 3‴ langes Stück durch einen tiefen Einschnitt ganz getrennt. Ich finde dieses Stück an beiden Hoden, ferner viel länger, als Hyrtl angibt im Durchschnitt 1 cm,, und endlich, was Hyrtl gar

falls nur Erweiterungen des Vas deferens sind. Der Hoden hat nämlich hier, wie bei Osmerus, kein freies Vas deferens, sondern dasselbe macht sich erst von der hinteren Spitze an der oberen Kante los, ist aber keine einfache Röhre, sondern besteht aus wenigen, mit einander communicirenden langgestreckten Hohlräumen. Kurz vor ihrer Vereinigung schwillt jedes zu einem rundlichen von oben nach unten abgeplatteten Körper an — die Samenblasen —, welche sofort zu einem Körper zusammentreten, der seinen doppelten Ursprung noch lange durch eine mittlere senkrechte Scheidewand verräth. Die äussere Wand dieser gemeinschaftlichen Vesicula seminalis wird von einer dünnen Schicht kreisförmig verlaufender glatter Muskeln gebildet, durch welche sie auch innig mit der hinteren Rectalwand verbunden ist. Das Innere wird von einem cavernösen Gewebe erfüllt, bestehend aus einem mächtigen Balkenwerk, das so enge Maschen bildet, dass der Durchmesser der Scheidewände den der Maschen oft um das mehrfache übertrifft. Die Balken bestehen aus einem fast homogenen, sehr zellenreichen Bindegewebe ganz vom Charakter des embryonalen, in dem ich nirgends eine Spur von glatten Muskeln finden konnte, die Hohlräume sind von einem einschichtigen kurzen Cylinderepithel ausgekleidet. Unmittelbar vor der Cloake fliessen die Hohlräume zu einem Gang zusammen, welcher trichterförmig zugespitzt, hinter dem Rectum mit einer feinen Oeffnung in die Cloake mündet.

---

## III. Von den weiblichen Geschlechtsorganen.

Die Eierstöcke der Knochenfische sind bekanntlich nach zwei verschiedenen Typen gebaut, welche sich äusserlich durch das Vorhandensein oder Fehlen eines besonderen Ausführungsganges von einander unterscheiden. Die niedrigere Stufe, bei welcher ein besonderer Ausführungsgang noch nicht existirt und die frei in die Bauchhöhle fallenden Eier durch einen Porus abdominalis nach aussen entleert werden, wird durch die Aale und Salmoniden [1]) repäsentirt,

---

nicht erwähnt, von so geringem Durchmesser, dass es sich dem Hoden gegenüber nur wie ein schmaler fadenförmiger Anhang ausnimmt. Es stellt dieses abgeschnürte Stück einen wahren Testiculus succenturiatus vor.

[1]) Wenn Hyrtl (l. c. pag. 404) bei Cobitis fossilis die Eierstöcke nach der seitlichen Leibeswand geöffnet sein lässt und ihnen also einen ähnlichen Bau, wie den Salmoniden und speciell Osmerus eperlanus vindicirt, so

der höheren, bei welcher sich die Wände des allseitig geschlossenen Eierstocks in die Tube fortsetzen, gehören alle übrigen Teleostier an. Der scheinbar so abweichende Bau dieses letzteren Eierstocks lässt sich, wie ich WALDEYER [1]) beistimmen muss, mit dem höherer Wirbelthiere ungezwungen vereinigen, wenn man sich den Eierstock von der Abdominalmündung der Tube ganz umfasst denkt und deren hinteres Ende sich dann schliessen lässt. Abgesehen von anderen Gründen, wie der verschiedene Charakter des den eigentlichen Eierstock und des die Tube auskleidenden Epithels finden wir bei einigen Fischen Verhältnisse vor, welche jeder anderen Auffassungsweise Schwierigkeiten bereiten würden. Es sind dies Scorpaena scrofa, Lepadogaster biciliatus und Ophidium barbatum, welche Fische sich dadurch im Bau ihres Eierstocks von den übrigen unterscheiden, dass derselbe noch nicht mit der Tubenwand verschmolzen ist, sondern innerhalb der bereits vorn geschlossenen Tube noch seine volle Selbständigkeit bewahrt hat. Im Näheren sind die Verhältnisse folgende.

Der schon von RATHKE [2]) in seinen Eigenthümlichkeiten gewürdigte Eierstock von Scorpaena scrofa zeigt innerhalb des geschlossenen Ovarialschlauches eine breite Platte, auf deren Ober- wie Unterseite nach Art eines gefiederten Blattes kleine eiertragende Lamellen aufsitzen. Verbunden ist diese Platte mit der Eierstockswand nur durch einen schmalen blattartigen Träger, dessen Ursprung in der Eierstockswand eine ihrer ganzen Länge nach verlaufende gerade Linie ist [3]). Aehnlich ist nach RATHKE [4]) auch der Eierstock von Lepadogaster biciliatus gebaut, nur mit dem Unterschiede, dass »der Kern mit der Hülle nicht an dem einen Ende, sondern an der einen Seite nach seiner ganzen Länge verwachsen ist«. »Die Anheftungsstelle bildet einen schmalen Streifen und befindet sich an der oberen Seite des Eierstocks«. Bei Ophidium barbatum endlich ist,

---

kann ich nach zahlreichen eigens auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen versichern, dass der treffliche Forscher sich getäuscht hat. Die Eierstöcke von Cobitis sind allseitig geschlossene Säcke, welche höchstens die Eigenthümlichkeit zeigen, dass sie mit dem Peritoneum parietale der äusseren Leibeswand durch zartes Bindegewebe locker verbunden sind — was sich übrigens auch bei vielen anderen Fischen findet.

[1]) WALDEYER, l. c. pag. 78.

[2]) RATHKE. MÜLL. Arch. 1836. pag. 174.

[3]) RATHKE vergleicht den Eierstock der Scorpaena scrofa sehr treffend mit dem der Sepia officinalis.

[4]) ibid. pag. 175.

wie Hyrtl[1]) entdeckt hat und ich bestätigen kann, der Zusammenhang der Eierstockslamellen mit der Wand des Eierstocks ebenfalls nur auf einen schmalen Streifen beschränkt: in diesem Streifen erhebt sich eine hohe schmale Leiste, von welcher die wohlentwickelten Ovariallamellen nach allen Richtungen hin fächerförmig ausstrahlen.

Ist die Waldeyer'sche Auffassung übrigens richtig, so können natürlich die rudimentären, von Duplicaturen des Bauchfells gebildeten Eileiter, welche Rathke bei Osmerus eperlanus entdeckt und genau beschrieben hat[2]), nicht mehr als Uebergänge zu den höheren Formen aufgefasst werden, sondern sind als selbständige aus irgend einer Anpassung hervorgegangene Bildungen anzusehen. Hier sind es Theile des Bauchfells, welche die physiologische Function der Tube übernehmen, während wir die wirkliche Tube der Knochenfische nach Analogie der höheren Wirbelthiere aus dem Müller'schen Gang hervorgehen lassen müssen. Sicheren Aufschluss darüber kann übrigens erst Kenntniss der Ontogenie bringen.

Bei allen übrigen Knochenfischen hat sich das eiertragende Stroma auf den grösseren Theil, häufig sogar über die ganze innere Oberfläche der ursprünglichen Tube ausgedehnt und so das eigentliche Verhältniss ganz verwischt. Den einfachsten Fall, nämlich Entstehung der Eier in den Wänden des Eierstocks selbst finden wir nur noch bei wenigen Fischen, nämlich den Lophobranchiern und Blennius viviparus nach Rathke[3]), bei allen übrigen hat sich das eiertragende Parenchym in Duplicaturen erhoben, welche bei starker Entwicklung eine sehr bedeutende Oberflächenvergrösserung zu Stande bringen können. Was die Lophobranchier betrifft, so fand ich bei Hippocampus antiquorum die ganze innere Oberfläche des Ovariums mit ganz unregelmässigen, je nach der Reife der darin enthaltenen Eier verschieden grossen warzenförmigen Vorsprüngen bedeckt, in welchen kleine Eihaufen liegen und ganz ähnlich muss nach Rathke's Beschreibung[4]) das Ovarium der Syngnathen gebaut sein. Am auffallendsten ist diese Form aber durch Blennius viviparus repräsentirt, bei dem Rathke die innere Wand eines reifen

---

[1]) Hyrtl. l. c. pag. 407.

[2]) Rathke. Geschlechtsorg. d. Fische pag. 159. Ich kann übrigens die Rathke'sche Beschreibung nach eigenen Untersuchungen in ihrem ganzen Umfange bestätigen.

[3]) ibid. pag. 169.

[4]) Rathke, Müll. Arch. 1836, pag. 173.

Eierstocks geradezu mit einer Säugethierdarmschleimhaut vergleicht, wegen der zottenartigen Gebilde, die hier die Falten ersetzen und in deren jedem ein Ei liegt.

Bei allen anderen Fischen findet man zahlreiche blattartige Vorsprünge, Duplicaturen der Eierstockswand, in denen die Eier entstehen. Diese Blätter, die Ovariallamellen, Eierstocksfalten Rathke's, entspringen entweder von der Eierstockswand in ihrem ganzen Umfange oder lassen mit einer gewissen Regelmässigkeit ein Stück derselben frei. Im ersteren Falle entsteht ein centraler Hohlraum, in welchen die Eier beim Platzen der Follikel zunächst entleert werden, in letzterem Falle ein seitlicher, welcher die Eierstockslamellen mehr oder minder weit halbmondförmig umfasst. Dieser Canal ist der Eiergang Rathke's, der Ovarialcanal Waldeyer's. In der Anordnung der Lamellen selbst findet sich nur der Unterschied, dass sie entweder der Längs- oder der Querachse des Eierstocks parallel laufen; zahlreicher dagegen sind die Verschiedenheiten, welche ihre Grösse und Gestalt darbietet. Die längsverlaufenden Lamellen sind gewöhnlich klein und zahlreich, viel seltener erstrecken sich einige wenige durch den Eierstock seiner ganzen Länge nach (Zeus faber, Blennius sanguinolentus); die quer stehenden Lamellen nehmen nur bisweilen mehr als die halbe Peripherie ein (Perca fluviatilis, Clupea harengus, Rathke), meist sind sie kleiner, bei Uranoscopus scaber bilden sie kurze hohe kegelförmige Falten, welche bei Lucioperca Sandra und noch mehr bei Acerina cernua fast zu Papillen einschrumpfen und so den Uebergang zu den Lophobranchiern vermitteln. Die im Einzelnen beobachteten Verhältnisse lassen sich am besten aus folgender Zusammenstellung ersehen, in welche der Uebersichtlichkeit wegen alle bei Teleostiern sich findenden Verhältnisse aufgenommen worden sind.

A. Eierstöcke ohne Ausführungsgang, die Eier werden in die Bauchhöhle und durch einen Porus abdominalis nach aussen entleert.
   1) Der Eierstock ist eine einfache Platte: Anguilla fluviatilis.
   2) Der Eierstock ist aus zahlreichen Blättern zusammengesetzt: Salmoniden [1]).

[1] Der Eierstock der Salmoniden findet sich bei Rathke (Geschlechtsth. d. Fische pag. 123 und His (l. c. pag. 25) genau beschrieben, so dass ich ihn hier nicht weiter zu berücksichtigen brauche. Dasselbe gilt von den Eierstöcken

B. Der Eierstock ist ein vorn blind endigender Schlauch, dessen hintere Fortsetzung die Tube ist.

1) Eiertragende Fläche nur auf einen schmalen Streifen der Eierstockswand beschränkt oder eine Duplicatur derselben bildend, die mit ihr nur in einem schmalen Streifen zusammenhängt.

Scorpaena scrofa, Lepadogaster biciliatus, Ophidium barbatum.

2) Der grösste Theil der Eierstockswand erzeugt Eier.

a. Die Eier entstehen in unregelmässigen höckerförmigen Hervorragungen der Eierstockswand.

Lophobranchier, Blennius viviparus.

b. Die Eier entstehen in deutlichen Lamellen, welche Duplicaturen der Eierstockswand sind.

1) Die Lamellen verlaufen der Längsachse des Eierstocks parallel.

α) Die ganze Eierstockswand ist mit Lamellen besetzt (centraler Ovarialcanal).

Sargus annularis, Pagellus erythrinus, Box Salpa, Chrysophrys aurata, Serranus-Arten, Scomber scomber[1], Zeus faber, Mullus sp., Sciaena remosa[2], Caranx trachurus, Gadus barbatus, Belone acus, Blennius sanguinolentus[3].

β) Ein Theil der Eierstockswand bleibt frei (seitlicher Ovarialcanal).

Noch nicht beobachtet.

2) Die Lamellen verlaufen der Querachse des Eierstocks parallel.

α) mit centralem Ovarialcanal.

Perca fluviatilis, Lucioperca Sandra, Cepola

---

des Aals und der Pleuronectiden, welche letzteren schon von Rathke (ibid. pag. 136) und Costa (op. cit.) erschöpfend behandelt worden sind.

[1] Scomber scomber steht Zeus faber am nächsten, die Lamellen lassen sich fast durch den ganzen Eierstock verfolgen.

[2] Hier findet sich ein stärker vorspringender, aus längsverlaufenden Lamellen gebildeter Längswulst, während der übrige, dem Ovarialcanal vergleichbare Theil mit ganz niedrigen Lamellen besetzt ist.

[3] Diese Species zeigt 8—10 zierlich geschlängelte durch den ganzen Eierstock verlaufende Längsreihen.

rubescens[1]), Uranoscopus scaber[2]), Gobius niger[3]), Alosa Finta[4]), Clupea harengus, (Rahtke).

β) mit seitlichem Ovarialcanal.

Cyprinoiden[5]), Esoces, Trigla-Arten[6]), Atherina.

Die Fortsetzung der Eierstöcke nach hinten sind die Tuben Oviducte). Wie schon bemerkt, sind dieselben durch keine scharfe Grenze von den Eierstöcken getrennt, sie werden gewöhnlich von der Stelle an gerechnet, wo das eiertragende Parenchym verschwindet, man darf sich aber nicht verhehlen, dass diese Trennung eine ganz künstliche ist. Die Tuben, welche in einen unpaaren, gewöhnlich sehr kurzen Stamm zusammenfliessen, sind gegen das Vas deferens von verschwindender Länge und zur Laichzeit oft kaum noch zu erkennen, solche von ungewöhnlicher Ausdehnung habe ich nur bei Zeus faber und Scorpaena scrofa gefunden, doch ergab bei ersterem Fisch die mikroskopische Prüfung, dass die scheinbar ganz glatte innere Oberfläche des Oviducts fast bis zur Mündung mit einzelnen kleinen eiertragenden Lamellen besetzt war.

Die Form und Lage der Eierstöcke mit Ausführungsgang, eben so wie ihre Bauchfellbefestigung stimmt fast in jeder Hinsicht mit der der Hoden überein und sind diese Verhältnisse in der dort gegebenen Beschreibung schon zur Genüge berücksichtigt worden. Es wäre höchstens noch hervorzuheben, dass die Volum- und Lageschwankungen weit bedeutender als beim Hoden sind und dass sich die Tuben nicht so stark nach hinten zuspitzen, als das Vas deferens.

Eine bemerkenswerthe Ausnahme von den allgemein wiederkehrenden Formverhältnissen bildet dagegen Gadus, und zwar ist

---

[1]) Die Ovariallamellen sind bei Cepola so klein, dass auch ihre Querrichtung nur undeutlich ausgesprochen ist.

[2]) Die Eierstöcke vereinigen sich schon im unteren Drittel ihrer Länge.

[3]) Die Ovariallamellen nehmen je ein Drittel der Peripherie ein und stehen genau untereinander, so dass sie drei sehr regelmässige, durch den ganzen Eierstock verlaufende Längsreihen bilden.

[4]) Bei den Cyprinoiden ohne Ausnahme und ebenso auch bei Esox verläuft der Ovarialcanal an der oberen Wand des Eierstocks genau der Ansatzstelle des Mesoariums entsprechend.

[5]) Während hier die hintersten und grössten Lamellen deutlich quer verlaufen, convergiren sie weiter vorn nach dem blinden Ende des Eierstocks immer mehr und stehen schliesslich der Längsachse fast parallel.

[6]) Bei Trigla gurnardo finden sich zahlreiche kleine Lamellen mit allen Uebergängen zu kleinen spitzen Papillen, die Lamellen selbst sind deutlich der Quere nach angeordnet.

dieselbe aus einer Erweiterung der Bauchhöhle bis hinter den After zu erklären, welche eine allgemeine Verschiebung aller Contenta zur Folge gehabt hat. Da diese Eigenthümlichkeit bis jetzt nur von Rathke bei Gadus callarius flüchtig erwähnt worden ist[1]), so will ich meinen Befund bei Gadus barbatus näher auseinandersetzen.

Der hinter dem After gelegene Theil der Leibeshöhle, welche sich bis zum hinteren Ende der zweiten Afterflosse erstreckte, enthielt die hintere Hälfte der Schwimmblase, einen Theil des Magens, eine Darmschlinge, einen Leberlappen und die Ovarien. Letztere sind zwei längliche, vorn und hinten geschlossene Säcke, welche etwas hinter der Mitte auf eine kurze Strecke mit einander verschmolzen sind. Die vorderen Enden der Eierstöcke sind in zwei lange Zipfel ausgezogen, die, wie sehr häufig, durch starke Gefässe, welche ein eigenes Mesenterium besitzen, an den Verdauungsorganen befestigt sind, die hinteren stumpfen Zipfel haben eine Membran Mesenterialduplicatur zwischen sich ausgespannt. Auf der Dorsalseite sind die Eierstöcke durch ein medianes unpaares Mesoarium, welches sich an der Verschmelzungsstelle inserirt, mit der Schwimmblase verbunden. nach unten geht ebenfalls von der Verschmelzungsstelle der Oviduct ab, indem sich die Wände von allen Seiten nach unten verlängern und dabei convergiren, wodurch ein nach unten sich trichterförmig zuspitzender Gang zu Stande kommt, welcher etwas schräg nach vorn und unten der Genitalöffnung zustrebt. Mit dem Rectum, welches, wie gewöhnlich, von vorn her zum After verläuft, ist der Oviduct durch ein starkes Mesenterium verbunden. Die Nieren erstrecken sich noch hinter dem Ende der Bauchhöhle über ein Viertel ihrer Länge in dem von den unteren Wirbelbogen gebildeten Canal nach rückwärts, der gemeinschaftliche Ureter macht sich aber schon dicht hinter dem hinteren Ende der Schwimmblase von ihr los, schlägt sich, immer der Schwimmblase dicht anliegend, nach unten und verläuft genau in der Mittellinie zwischen Bauchwand und Bauchfell zur Cloake[2]).

Auch bei Zeus faber und Trachinus draco erstreckt sich die Bauchhöhle noch etwas über den After hinaus. Bei Zeus faber liegen die Geschlechtsorgane steil aufgerichtet an der hinteren Wand der seitlich stark zusammengedrückten Bauchhöhle und schicken ihre

[1]) Rathke. Geschlechtsth. d. Fische, pag. 161.

[2]) Die Geschlechtsorgane der Männchen von Gadus barbatus, welche ich erhielt, waren leider so rückgebildet, dass ihr näheres Verhalten nicht ermittelt werden konnte.

Ausführungsgänge fast senkrecht zur Cloake hinunter, bei Trachinus draco liegen sie gerade über der Cloake mehr oder weniger wagerecht, je nach dem Reifezustande, während die Ausführungsgänge direct nach unten laufen. Bei Caranx trachurus sind die Ovarien hinter dem Abgange des gemeinschaftlichen Oviductes in zwei lange Zipfel ausgezogen, welche die Wirbelsäule zwischen sich fassen.

Eine mediane Verschmelzung der Eierstöcke scheint häufiger zu sein, als die der Hoden und ist durch mancherlei Zwischenformen, deren Entdeckung wir meist Hyrtl verdanken (l. c. pag. 405), mit dem normalen Verhalten verbunden. Eine solche, deren Erwähnung ich zu meiner Verwunderung nur bei v. Siebold finde[1]), bietet Rhodeus amarus dar. Der unpaare mediane Eierstock zeigt an seiner Ober- und Unterseite einen schmalen Streifen, welcher von Eiern frei bleibt, während die Seitenwände die gewöhnlichen Ovariallamellen in undeutlichen Längsreihen angeordnet zeigen. Das ganze Ovarium lässt sich also, wenn man es von der Ober- oder Unterseite her aufschneidet, in zwei symmetrische Hälften auseinanderklappen.

Vollkommen ist die Verschmelzung nur bei Perca fluviatilis und Ophidium barbatum, über Blennius viviparus, Cobitis taenia (Rathke, Geschlechtsth. d. Fische pag. 132), Centronotus gemellatus (Hyrtl, l. c. pag. 405) fehlen mir eigene Erfahrungen. Bei anderen Fischen ist der einfache Eierstock aus einer einseitigen Verkümmerung zu erklären, wozu Osmerus eperlanus mit sehr viel kleinerem rechten als linken Eierstock, ferner Mormyrus oxyrhynchus und Auxis vulgaris nach Hyrtl l. c. pag. 402 den Uebergang bilden. Vollständig verschwunden ist der Eierstock der einen Seite bei Ammodytes tobianus (Rathke), Cobitis barbatula (Rathke, Hyrtl) und bei der beiden Beobachtern entgangenen Atherina hepsetus (Costa, ich). Der einzige hier vorhandene immer ganz schwarz pigmentirte Eierstock liegt hier rechts, ist aber schräg nach links und unten geschlagen, so dass er sich mit dem Rectum kreuzt[2]). Nach Rathke sollte auch Perca hierher gehören, es ist dies aber ein Irrthum des vortrefflichen Beobachters: der Eierstock liegt nicht links, wie er angibt, sondern, wie ich mit Hyrtl finde, genau median und besitzt ein unpaares, genau in der Mittellinie der unteren Schwimmblasenwand entsprin-

[1]) v. Siebold. Die Süsswasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. pag. 120.

[2]) Nach Costa soll der Eierstock auch kein Mesenterium besitzen, was ich nach der eben angegebenen Lageabweichung für sehr wahrscheinlich halte; leider habe ich bei der Untersuchung versäumt, darauf zu achten.

gendes Mesoarium, welches sich zwar etwas asymmetrisch rechts oder links ansetzt, aber nur, weil seine Ansatzlinie dem Lauf der oberen Eierstocksvene folgt. Hyrtl behauptet sogar, dass diese asymmetrische Befestigung bei medianem unpaaren Eierstock die Regel sei (l. c. pag. 403).

Die Wände des Eierstocks sind von sehr wechselnder Dicke, nehmen aber immer zur Laichzeit an Stärke zu. Bei den Cyprinoiden und Esoces sind sie dünn und leicht zerreisslich, bei den meisten Acanthopteren besitzen sie eine beträchtliche Dicke, welche bei Perca und Lucioperca 1 mm übersteigen kann. Ich vermag weder auf Querschnitten, noch durch Präparation etwas von den drei Schichten, der Serosa, der Muscularis und der Mucosa finden, welche seit Rathke fast von jedem Beobachter angegeben worden sind: die Eierstockswand zeigt vielmehr nichts weiter, als eine Muscularis mit spärlichem Bindegewebe und elastischen Fasern. Die Elemente derselben sind glatte Muskeln, welche meist parallel der Längsachse des Organs verlaufen und von Querfasern in zahlreiche kleinere Bündel abgetheilt sind. Ist die Dickenentwicklung eine beträchtliche (Percoiden, Zeus faber etc.), so folgt nach innen auf die Längsmuskelschicht noch eine Lage von Quermuskeln. Der Träger der Eierstocksplatte bei Scorpaena scrofa besteht aus Bindegewebe mit zahlreichen sich kreuzenden Zügen glatter Muskeln, welche oben nach allen Seiten fächerförmig in die eiertragende Platte ausstrahlen. Die beiden Platten des Mesoariums verschmelzen vollkommen mit der Eierstockswand und nur Pigmentzellen finden sich bei Fischen mit pigmentirtem Bauchfell in der äusseren Wandschicht zwischen den Anheftungsstellen beider Platten in wechselnder Menge angehäuft.

An seiner äusseren Oberfläche ist der Eierstock von einem Plattenepithel, der Fortsetzung des Bauchfellepithels überzogen, welches von den Mesoarialplatten auf ihn übergeht. An der inneren Oberfläche findet sich, wenn ein seitlicher Ovarialcanal vorhanden ist, ein zweifaches Epithel, das des Ovarial- resp. Tubarcanals, und das die Eierstockslamellen bekleidende, das Keimepithel. Ersteres ist, wie Leydig entdeckt[1], aber mit Unrecht auf die Eierstockslamellen ausgedehnt hat, ein schönes flimmerndes Cylinderepithel mit langen Flimmerhaaren. Es findet sich als Bekleidung der ganzen inneren nicht eiertragenden Oberfläche und geht an der Umschlagsstelle der

[1] Leydig, Histologie pag. 116.

Ovariallamellen, wie ich es wenigstens beim Hecht mit der grössten Deutlichkeit constatirt habe, allmälig in das Keimepithel über. Bei den Eierstöcken mit centralem Ovarialcanal ist von einer solchen Scheidung zwischen Keim- und Tubarepithel nicht die Rede: dieselben sind von ein und demselben Epithel ausgekleidet, das aber in diesem Falle immer die weiter unten zu erörternden Charaktere des Keimepithels an sich trägt, vor allen Dingen aber niemals flimmert.

An den eiertragenden Lamellen unterscheidet man, wie in jedem Eierstock, zwischen dem Stroma und den Eiern. Ersteres tritt zu verschiedenen Zeiten in wechselnder Mächtigkeit auf, ist jedoch gegen die Eier stets in verschwindend geringer Menge vorhanden. Es besteht aus undeutlich fibrillärem Bindegewebe, in dem nach Zusatz von Ac lange Reihen spindelförmiger Bindegewebskörperchen auftreten. In die stärkeren Verzweigungen desselben strahlen von der Eierstockswand glatte Muskeln aus, welche besonders dem Lauf der grösseren Gefässe folgen und in ihrer Menge sehr variiren, so dass sie oft mit Leichtigkeit sich weithin verfolgen lassen (die meisten Acanthopteren), bisweilen, wie bei den Cyprinoiden, mir überhaupt zweifelhaft geblieben sind. Die Salmoniden, bei denen sie von Leydig zuerst entdeckt worden sind[1]), stehen zwischen beiden in der Mitte, die Hechte schliessen sich, wie auch sonst häufig, an die Cyprinoiden an. Das Bindegewebe ist zu Zeiten, wo der Eierstock stark wächst, von zahlreichen und mächtigen Gefässen durchzogen, die um die grösseren Follikel ein weitmaschiges Capillarnetz bilden.

Die Eier sind in den Lamellen so angeordnet, dass immer die grösseren das Innere einnehmen und an beiden freien Rändern von einer Reihe kleinerer eingefasst werden, oder auch dass die kleinen die grösseren kranzartig umgeben. Sind, wie in jugendlichen Eierstöcken, die Eier alle auf gleicher Entwicklungsstufe, so ist irgend eine bestimmte Anordnung überhaupt nicht zu bemerken. Im Allgemeinen ist jede Ovariallamelle ganz mit Eiern erfüllt und ist höchstens die Spur einer centralen Achse zu bemerken (Zeus faber, Mullus), sehr stark entwickelt fand ich dieselbe nur bei Uranoscopus scaber, wo sie die Hauptgefässe und mächtige Züge glatter Muskeln trug. Nähern sich die grösseren Eier der Reife, so wölben sie die Oberfläche buckelartig hervor und verwischen so die ursprüngliche Anordnung, welche aber auf Querschnitten noch ganz gut zu erken-

[1]) Bei Salmo salvelinus. S. Leydig, l. c. pag. 108.

nen ist. Die Eier selbst sind mit Ausnahme der allerkleinsten von einer Theca folliculi umgeben, die sich als eine homogene structurlose Membran ausweist. Nach ihrer sonstigen Beschaffenheit lassen sie sich in zwei Classen oder besser Generationen unterbringen, von denen die eine wahrscheinlich für die nächste, die andere für die darauf folgende Laichzeit bestimmt ist. Die Eier der ersten Generation zeichnen sich vor den anderen zu den meisten Zeiten ausser durch ihre Grösse durch den Besitz einer deutlichen Eihaut und körnige Einlagerungen im Dotter aus. Eine Ausnahme machen nur die unreifen Formen und die extremen Rückbildungszustände unmittelbar nach der Laichzeit, in welchen Fällen man nur ganz jugendliche Eier findet. Die Besprechung der jüngeren Eizustände ist von der der Oogenese überhaupt nicht gut zu trennen und soll darum später folgen; fürs erste wende ich mich zu den Beobachtungen, welche ich über das reife Teleostierei zu verzeichnen habe und womit die Charakterisirung der Eier der ersten Generation ebenfalls ihre Erledigung findet. Ich muss dabei allerdings vorausschicken, dass fast alle von mir untersuchten Eier insofern noch nicht reif waren, als sie alle noch ein Keimbläschen, dagegen noch keinen Keim zeigten. Ich habe daher nebst Anderen eine Untersuchung jener eigenthümlichen Rindenschicht, mit welcher uns besonders Ransom[1] und His[2] bekannt gemacht haben, ganz ausser Acht lassen müssen, doch sind gerade, während wir vom reifen Ei zahlreiche und genaue Beschreibungen besitzen, die früheren Zustände bisher zu sehr vernachlässigt worden, als dass nicht jeder Beitrag zu ihrer Kenntniss nutzbringend sein sollte.

Der interessanteste Theil des Fischeies sind unstreitig seine Hüllen, deren complicirter Bau von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt hat. Die ältesten[3] Beschreibungen dieser Hüllen, die von Rathke[4] und Baer[5], lassen sich mit den Anschauungen, die wir heute von ihnen haben, kaum noch vereinigen. Nach Rathke besteht beim Blennius viviparus die Haut reifer Eier aus drei Schichten: der äusseren oder Chorion, einer Flüssigkeitsschicht, welche er

[1] Ransom. Observations on the ovum of osseous fishes. Philosoph. Transact. vol. 157. 1867. p. 433.

[2] His. Eierstock d. Knochenfische. pag. 6.

[3] Ich gehe nicht über Rathke hinaus.

[4] Rathke. Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Blennius viviparus oder des Schleimfisches. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. II. Theil. Leipzig 1833. pag. 5.

[5] C. E. v. Baer. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835. pag. 6.

dem Eiweiss des Vogeleies vergleicht und einer sehr zarten durchsichtigen, den Dotter vollkommen umschliessenden Dotterhaut. Baer findet bei Cyprinus Blicca erst eine weichere, dann eine festere Eiweissschicht und nach innen davon die eigentliche, sehr zarte Dotterhaut. Gegenüber diesen für uns heute fast unverständlichen Angaben gebührt den nächsten Autoren, Agassiz und Vogt[1]) das Verdienst, den noch heute geltenden Typus zuerst aufgestellt zu haben. Wir verdanken ihnen nämlich die Entdeckung der Haupteihülle, der Zona radiata, deren chagrinirte Zeichnung von der Fläche sie zuerst wahrnahmen und sogleich richtig als den optischen Ausdruck von Porencanälchen deuteten. Nach innen von der Zona radiata (Membrane coquillière) nehmen sie noch eine wahre Dotterhaut an, doch ist es mir zweifelhaft geblieben, ob sie dieselbe nur aus dem Verhalten des Dotters gegen Wasser und ihrem supponirten Vorkommen an jungen Eiern schliessen oder ob sie sie wirklich isolirt haben. Auch Leuckart[2]) nimmt dieselben Hüllen an und weist noch besonders auf die Schwierigkeit hin, die Dotterhaut sichtbar zu machen, während er sie in einer späteren Publication[3]) nicht mehr finden kann. Die Streifung der Zona radiata wird dann wieder von Lereboullet erwähnt[4]), der vielleicht auch die aufsitzenden Zöttchen gesehen hat. Nach innen findet er ebenfalls eine feine structurlose Dotterhaut, womit auch Aubert[5]) übereinstimmt, nur dass dieser an der Zona radiata zwei Schichten unterscheidet, welche sich nach Liegen der Eier in Wasser von einander abheben sollen. In ein ganz neues Stadium trat aber die Lehre von den Eihüllen der Fische durch die wichtige Arbeit von J. Müller[6]). Neben der ersten vortrefflichen Beschreibung der Gallerthülle des Barscheies und der Entdeckung der zöttchenartigen Excrescenzen auf der Oberfläche der Zona radiata verlangte J. Müller zum ersten Male eine scharfe Trennung

---

[1]) Agassiz und Vogt. Embryologie des Salmones etc. pag. 8.

[2]) Leuckart. Artikel »Zeugung« in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV. Braunschweig 1853. pag. 707.

[3]) s. Anmerk. 1 auf pag. 549.

[4]) Lereboullet. Résumé d'un travail d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrévisse. Ann. d. sc. nat. sér. IV. tom. 1. 1854. pag. 237.

[5]) Aubert. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. Zeitschr. für wiss. Zool. V. 1854 pag. 94.

[6]) J. Müller. Ueber zahlreiche Porencanäle in der Eikapsel der Fische. Müll. Arch. 1854. pag. 186 u. Sitzungsber. der Berlin. Akad. d. Wiss. März 1854.

der im Eileiter gebildeten Eischale der Vögel und der im Follikel gebildeten der Fische, welche letztere sich nach ihm allein durch den Besitz von Porencanälchen auszeichnet. Das folgende Jahr brachte dann neben der ausgezeichneten Arbeit von LEUCKART über die Eier der Insecten[1]), in welcher aber auch die Fische berücksichtigt werden und einigen kleineren Beiträgen von REMAK[2]) und HAECKEL[3]) die Entdeckung der Mikropyle durch BRUCH[4]), der, wenn er auch nicht ihr eigentlicher Entdecker ist[5]), doch das Verdienst besitzt, die allgemeine Aufmerksamkeit auf dieses Gebilde gelenkt zu haben. Es erschien auch schon im folgenden Jahre eine Arbeit von REICHERT[6]), in welcher ausführliche und genaue Angaben über die Gestalt der Mikropyle bei verschiedenen Fischspecies gemacht werden. Wichtiger aber für uns ist der die Eihüllen behandelnde Theil der REICHERT'schen Arbeit, in dem er zum ersten Mal die durch die Zöttchen und die durch die Porencanälchen erzeugte Streifung derselben scharf von einander unterscheidet. REICHERT kennt zwei Eihüllen, die punktirte (Zona radiata), deren Zeichnung er noch nicht mit Sicherheit auf Porencanälchen zurückzuführen wagt, und eine davon nach aussen liegende, glashelle, homogene, verschieden dicke Schicht (»zweite Eihülle«), der die Zöttchen, wo sie vorkommen, aufsitzen. Auch die Gallertkapsel des Barscheis wird, wenn auch wohl mit Unrecht, zur letzteren Kategorie gerechnet.

Der nächste Autor, der denselben Gegenstand wieder aufnahm,

---

[1]) LEUCKART. Ueber die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei Insecteneiern. MÜLL. Arch. 1855. pag. 90 u. Nachschrift pag. 257.

[2]) REMAK. Ueber Eihüllen und Spermatozoen. MÜLL. Arch. 1854 p. 252.

[3]) HAECKEL. Ueber die Eier der Scomberesoces. MÜLL. Arch. 1855 pag. 106.

[4]) BRUCH. Ueber die Befruchtung des thierischen Eies und die histologische Deutung desselben. Mainz 1855 u. Zeitschr. f. wiss. Zool. VII. pag. 172.

[5]) Wenn schon RATHKE vielleicht die Mikropyle gesehen hat (Ueber die Eier einiger Lachsarten, MECK. Arch. 1832 pag. 392) so lässt die Beschreibung und Zeichnung von BAER (l. c. pag. 9 u. Fig. 1) geradezu keine andere Deutung zu. Da aber BAER ihre physiologische Bestimmung ganz verkannt hat, so ist als der eigentliche Entdecker (bei Syngnathus Ophidium 1850) DOYÈRE zu betrachten (LEUCKART, MÜLL. Arch. 1855. p. 257 ff.), von dem auch der Name »Mikropyle« stammt. RANSOM scheint allerdings seine Entdeckung schon vor BRUCH gemacht zu haben, es lässt sich aber nicht bestreiten, dass BRUCH seinen Fund früher publicirt hat (vgl. ALL. THOMSON, Art. »Ovum« in TODD's Cyclopaed. Vol. V pag. 104, Anm. und RANSOM, l. c. pag. 450.)

[6]) REICHERT. Ueber die Mikropyle der Fischeier etc. MÜLL. Arch. 1856. pag. 83.

war Kölliker [1]), welcher endlich endgültig feststellte, dass die Streifung der Zona radiata keine optische Täuschung, veranlasst durch blosse Sculptur der Oberfläche ist, wie dies noch Reichert für möglich erklärt hatte, sondern der Ausdruck von wirklichen, die Zona durchsetzenden Canälchen. Auch Kölliker unterscheidet an der Zona radiata zwei Schichten, nämlich die »poröse Dotterhaut« und »die äussere Lamelle der porösen Dotterhaut«, welche letztere Reichert's zweiter Eihülle gleichwerthig ist. Die Zöttchen gehören nicht, wie Reichert will, zur zweiten Eihülle, sondern zur Dotterhaut. Die Existenz einer besonderen Dotterhaut, die sein Vorgänger nicht hat finden können, wagt Kölliker auf Grund einiger Beobachtungen nicht geradezu zu läugnen und möchte die Sache lieber noch unentschieden lassen. Dagegen treten die beiden englischen Autoren Allen Thomson [2]) und Ransom [3]) wieder mit Entschiedenheit für die innere Dotterhaut ein. Letzterer hat sie sogar stückweise isolirt und ist der einzige, der eine Abbildung von ihr gibt [4]). Nach aussen von ihr kennen sie nur die Zona radiata (»Yelksac« Ransom's im Gegensatz zu der Dotterhaut, »inner sac«). Von den neuesten Autoren haben Waldeyer [5]) und His [6]) die Dotterhaut nicht finden können, während Oellacher [7]) sie an reifen Forelleneiern nach vorhergehender Goldbehandlung isolirt hat. His vermuthet zwar, dass diese von Oellacher isolirte Membran nur seine Rindenschicht gewesen ist (l. c. pag. 9 Anm. 5), doch kann ich dies nicht ohne Weiteres zugeben, da Ransom neben der Dotterhaut auch die Rindenschicht bei Gasterosteus deutlich beschreibt (l. c. pag. 433 ff.). Eimer [8]) schliesslich tritt wieder für die Existenz einer Dotterhaut in die Schranken, doch sind die Gründe, auf die er sich stützt, schwach genug und ich selbst habe, wie auch wahrscheinlich Kölliker, Bilder, welche nach

---

[1]) Kölliker. Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. VIII. 1858. pag. 1.

[2]) Allen Thomson. Todd's Cyclopädia of anatomy and physiology. Vol. V. suppl. London 1859 pag. 98.

[3]) Ransom. l. c. pag. 433.

[4]) ibid. Plat. XV. Fig. 7, 8.

[5]) Waldeyer. l. c. pag. 80.

[6]) His. l. c. pag. 9.

[7]) Oellacher. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXII. 1872. pag. 273.

[8]) Eimer. Untersuchungen über die Eier der Reptilien. II. Zugleich Untersuchungen am Fisch- und Vogelei. Arch. f. mikrosk. Anat. VIII. 1872. pag. 397.

Eimer einen unumstösslichen Beweis ihres Daseins liefern sollen, wie seine Fig. 13 Taf. XVIII oft genug vor Augen gehabt, ohne zu einer ähnlichen Ueberzeugung gelangt zu sein. Die äussere Lamelle der Zona radiata Kölliker's, von der Waldeyer und His nichts wissen, erscheint bei Eimer als Chorion wieder.

Nach meinen eigenen Beobachtungen kann ich am Ei der Knochenfische ausser den secundären und oft erst spät auftretenden Eihüllen, wie die Gallertkapsel des Barsches und verwandte Gebilde, nur eine Eihaut unterscheiden. Da ich mit van Beneden[1] darin übereinstimme, dass der Name »Dotterhaut, Membrana vitellina« für Eihüllen reservirt werden muss, welche anderen Zellmembranen genetisch gleichwerthig, also Differenzirungen des Protoplasmas sind, genetisch aber zweifelhaften oder gar blossen Cuticularbildungen nicht gegeben werden darf, so behalte ich für diese Hülle (Fig. 6 *B d*, Fig. 7 *f g*, Fig. 12 *d*) den Namen der Zona radiata bei, welcher bei möglichster Indifferenz in genetischer Beziehung zugleich ihren hervorstechendsten morphologischen Charakter kennzeichnet. Ich meine nämlich die schon längst bekannte fein gestreifte Eihaut, welche sich bei wechselnder Dicke und verschieden feiner Streifung bei allen Fischen wiederfindet. Was die von Reichert und Kölliker beschriebene äussere Lamelle der Zona radiata betrifft, so ist dies ein Gebilde, welches ich nur mit sehr verschiedener Deutlichkeit und bisweilen gar nicht habe zur Anschauung bringen können und welches ich daher Bedenken trage für constant zu erklären. An frischen Präparaten vermisste ich diese Lamelle oft, sah ich sie hier und da andeutungsweise, so trat sie meist auf Zusatz von Ac deutlich hervor, einmal hob sie sich auf leichten Druck sogar stellenweise von der Zona radiata ab. Gefärbte und in Balsam eingeschlossene Präparate zeigten sie nur ausnahmsweise, wo ich sie aber hier sah (Perca), fand ich sie ebenfalls gestreift und zwar bei Perca (Fig. 7 *f*) bedeutend gröber, als die eigentliche Zona radiata. Ob sie auch frich gestreift ist, ist mir unklar geblieben, da die zur deutlichen Darstellung nöthige Essigsäure die Streifung verschwinden lässt, doch habe ich sie in einem Fall (Serranus hepatus Fig. 6 *B e*) vollkommen homogen gefunden.

Die Querstreifung der eigentlichen Zona radiata ist, wie es scheint, ganz ausnahmslos vorhanden, denn es ist noch kein Kno-

---

[1] E. van Beneden. Recherches sur la composition et signification de l'oeuf. Mém. de l'acad. royal. d. sc. de Belgiq. XXXIV. 1870. pag. 1.

chenfisch bekannt, dem sie fehlte. An frischen Präparaten ist sie immer, wenn auch oft erst mit stärkeren Systemen, nachzuweisen, der durch die gebräuchlichen harzigen Einschlüsse bewirkte hohe Grad von Aufhellung macht sie aber so undeutlich, dass sie nur noch bei Fischen mit verhältnissmässig grober Streifung (z. B. Cyprinus carpio) unterschieden werden kann[1]). Bei Zusatz von Ac quillt die Zona unter Verschwinden der Querstreifung bis auf das Doppelte ihrer Dicke auf und es tritt jetzt die schon von vielen Autoren beschriebene feine wellenförmige Längsstreifung, welche frisch selten gut zu sehen ist, oft in ausgezeichneter Weise hervor. Nach aussen sitzen auf der Zona die bekannten länglichen keulenförmigen Zöttchen (Fig. 12 *c*), welche, wo sie dicht gedrängt vorkommen, von der Oberfläche betrachtet, ebenfalls eine gröbere chagrinirte Zeichnung geben, die von J. Müller mit der der Zona radiata verwechselt wurde. Diese Zöttchen sind von vielen Cyprinoiden bekannt, fehlen aber z. B. dem Karpfen, ferner fand ich sie sehr schön bei Osmerus eperlanus, bei Gasterosteus und Cottus Gobio bilden sie, wie wir durch Kölliker[2]) und Ransom[3]) wissen, zerstreut stehende hutpilzförmige Excrescenzen, die bei Gasterosteus nur die Mikropyle umgeben, die eigenthümlichen Gebilde endlich, welche Haeckel zuerst an der Eihaut der Scomberesoces beschrieben hat[4]), sind, wie ihre Entwicklung lehrt, ebenfalls als in die Kategorie der Zöttchen gehörig anzusehen.

Nach innen von der Zona radiata sollte nun jene schon so lange streitige Eihülle kommen, welche im Falle ihrer Existenz eine wirkliche Dotterhaut, Membrana vitellina darstellen würde. Wie die früheren Autoren sich dieser Frage gegenüber verhalten haben, habe ich kurz darzustellen versucht, bei dem gewaltigen Umschwung aber, den unsere Anschauungen über die Zellmembran in den letzten Jahrzehnten erfahren haben, gehe ich sicher nicht zu weit, wenn ich keinen der von älteren Autoren gebrachten Beweise, soweit sich überhaupt solche bei ihnen finden, für noch stichhaltig erkläre. Auch

---

[1]) Dies ist auch der Grund, weshalb man an Fig. 12, 7, 8, die nach Canada-Präparaten gezeichnet sind, die Querstreifung der Zona radiata vermissen wird — ein Mangel, dem die Treue der Darstellung zur Entschuldigung dienen mag.

[2]) Kölliker. l. c. pag. 85.

[3]) Ransom. l. c. pag. 432 und: On the structure and growth of the ovarian ovum in Gasterosteus bciurus, Quart. journ. of mikrosk. sc. 1867.

[4]) s. Anm. 3 pag. 549: Syrski (l. c.) hat ganz ähnliche Gebilde von den Eiern von Atherina hepsetus beschrieben.

Eimer hat, wie schon erwähnt, keinen sicheren Beweis geliefert, da die Existenz einer solchen Membran nie aus Durchschnittsbildern allein geschlossen werden darf. Es bleiben also nur noch Ransom und Oellacher, welche beide ausdrücklich angeben, die Haut isolirt zu haben und von denen letzterer sogar eingehend ihre Structur beschreibt. Da mir Gasterosteus nicht zu Gebote stand, so habe ich an Forelleneiern Oellacher's Angaben zu prüfen versucht, habe jedoch nur negative Resultate zu verzeichnen. Wenn ich dies auch vielleicht dem Umstand zuschreiben muss, dass ich nur an unreifen Eiern experimentiren konnte, so ist es mir doch auch an den Eiern anderer Fische mit Ausnahme von einigen zweifelhaften Durchschnittsbildern niemals gelungen, einen Beweis für das Dasein einer solchen Haut zu erhalten. Ausserdem muss ich bekennen, dass His' Schlussfolgerungen [1] viel für sich haben und dass, um das Verhalten des Dotters gegen Wasser und Reagentien zu erklären, eine Membrana vitellina kein nothwendiges Postulat ist, ganz abgesehen davon, dass eine solche Haut an jungen und jüngsten Eiern sicher nicht vorhanden ist. Soll ich indessen in dieser Frage ein Endurtheil abgeben, so kann ich nur sagen, dass, so lange die positiven Angaben Ransom's und besonders Oellacher's nicht widerlegt sind, auch die Möglichkeit der Existenz einer Dotterhaut nicht geläugnet werden darf und die Frage bis auf weiteres noch offen zu lassen ist [2].

Vom Dotter selbst zeigt besonders die äussere Schicht Eigenthümlichkeiten, welche jedenfalls im Zusammenhange mit der Ernährung und dem Wachsthum des Eies stehen, wenn uns auch eine nähere Einsicht in diese Verhältnisse vorläufig noch versagt ist. Bekanntlich hat Gegenbaur zuerst darauf aufmerksam gemacht [3], dass, wenn der wachsende Dotter sich mit körnigen Einlagerungen erfüllt, die äussere Randschicht sich davon frei erhält und das homogene feinkörnige Aussehen des jungen Dotters bewahrt. Es fand diese Schicht (»helle Randschicht«) bei Vögeln, Selachiern und Rep-

---

[1] His. l. c. pag. 9.

[2] Vgl. übrigens auch die neuesten, gleichfalls negativen Erfahrungen Hj. Lindgren's über das Säugethierei. Hj. Lindgren, Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porencanälchen in der Zona pellucida des Säugethiereies etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. herausgegeb. v. His u. Braune 1877. pag. 334) pag. 359.

[3] Gegenbaur. Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit particller Dottertheilung. Müll. Arch. 1861. pag. 491.

tilien, bei Knochenfischen thut ihrer His [1]) zuerst Erwähnung, der sie »Zonoidschicht« nennt. An völlig reifen Eiern von Knochenfischen (— oft aber auch schon vor der Reife s. Fig. 6, 7 —) ist diese Schicht verschwunden und es befindet sich an ihrer Stelle die Rindenschicht von His (cortical layer Ransom). An der Gegenbaur-schen Randschicht entdeckte nun Eimer bei der Ringelnatter eine radiäre Streifung, welche er für Ausläufer des Follikelepithels in den Dotter erklärt [2]). Er unterscheidet gröbere und feinere Streifen und will wenigstens an den ersteren den Zusammenhang mit Ausläufern der Follikelepithelien sicher nachgewiesen haben.

Es ist mir nun geglückt, diese Streifung auch bei Knochenfischen aufzufinden und zwar besonders schön ausgeprägt bei Alburnus lucidus (Fig. 12 *f*), Salmo Fario und Perca fluviatilis. Ich möchte fast glauben, dass wir es hier mit einer allgemeineren Erscheinung zu thun haben und dass diese Streifung in vielen Fällen nur darum vermisst wird, weil sie nur in einer bestimmten Entwicklungsperiode deutlich ausgeprägt erscheint, wenigstens habe ich von derselben Fischspecies Präparate, wo sie fehlt, neben solchen, wo sie deutlich vorhanden ist. Meist nimmt diese Streifung nur einen Theil der Randschicht ein, so dass letztere dann aus zwei Lagen zusammengesetzt erscheint, einer äusseren gestreiften und einer inneren ebenso breiten homogenen, welche letztere aber bei Perca vollständig fehlte. Die Grenze zwischen beiden Schichten ist eine meist scharf ausgesprochene Linie, welche oft den Anschein erweckt, als ob die gestreifte Schicht durch eine besondere Membran von dem übrigen Dotter getrennt wäre, an anderen Stellen dagegen ist die Trennung so undeutlich, dass sie ohne scharfe Grenze in den Dotter übergeht. Dass diese Schicht zum Dotter gehört, geht auch daraus hervor, dass sie bei Trennung des Dotters und der Zona von einander stets dem ersteren folgt, wobei sie bisweilen, nach Art des äusseren Zöttchenbesatzes in Stäbchen zerklüftet. Hinsichtlich der Feinheit der Zeichnung steht sie zwischen den Zöttchen und der Zona radiata, ohne jedoch letztere zu erreichen [3]).

Bekanntlich hat es Waldeyer zu erweisen gesucht, dass die gestreiften Eihäute Abscheidungen des Follikelepithels sind und dass diese Epithelien durch die Poren der Eihaut hindurch Fortsätze

---

[1]) His. l. c. pag. 17.

[2]) Eimer. l. c. pag. 228. Taf. XI, Fig. 12, 14.

[3]) Ob His l. c. pag. 17 u. pag. 35 dieselbe Streifung meint, ist mir nach seiner Beschreibung und Abbildung (Taf. II, Fig. 3 *a*) zweifelhaft geblieben.

ins Innere senden, aus deren Zerfall sich die Rindenschicht bilden soll. Auch EIMER hat, obgleich er sonst ganz anderen Anschauungen über das Wachsthum des Eies huldigt, doch diese von WALDEYER noch nicht gekannte radiäre Streifung der Rindenschicht im Sinne der Ausläufer von Follikelepithelien verwerthet und will sogar den unmittelbaren Zusammenhang dieser Schicht mit Granulosazellen wirklich gesehen haben[1]. Dass die Follikelepithelien Ausläufer durch die Zona radiata senden, halte ich nach den später mitzutheilenden Beobachtungen ja auch für fast gewiss, doch setzt das Ei der Knochenfische der Verallgemeinerung dieser Anschauung und besonders der Uebertragung der EIMER'schen Anschauung von der Bedeutung der Zonoidschicht nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen. Eine solche muss ich z. B. in der verschieden feinen Streifung der Schichten finden. Wenn die Streifung der Zona radiata, woran wohl nicht mehr zu zweifeln ist, den optischen Ausdruck von Porencanälchen wiedergibt[2], so lässt sich nicht wohl absehen, wie verhältnissmässig so grobe Ausläufer, wie wir nach der Streifung der Zonoidschicht annehmen müssen, durch so feine Röhrchen kommen sollen, abgesehen davon, dass auch ihr Weg durch die Zöttchenschicht unklar ist. Denken wir noch an die Gestalt der Follikelepithelien, die an jüngeren Eiern grosse ganz platte Zellen darstellen, von denen eine in der Fläche vielleicht auf hundert Porencanälchen kommt, so müssten wir uns eine solche Zelle mit ihren Ausläufern wie eine dünne Holzplatte denken, in der Hunderte von feinen langen Stiften steckten. Dass unter diesen Umständen die Isolirung einer Zelle mit ihren Ausläufern, wie sie EIMER bei der Ringelnatter geglückt ist[3], bei Fischen nicht wohl gelingen kann und mir auch nie gelungen ist, ist ja erklärlich, gegen die Aussendung vieler Ausläufer aber, wie von Ausläufern überhaupt spricht einigermassen der Umstand, dass das Follikelepithel eine entschiedene Neigung zeigt, sich

---

[1]) Diese Beobachtung EIMER's spricht übrigens per analogiam wenigstens gegen einen naheliegenden Einwurf, dass diese Streifung ein auf die Wirkung der Chromsäure zurückzuführendes Kunstproduct sein könnte, was ausserdem auch durch ihre Regelmässigkeit und ihre sich stets gleichbleibende Lage und Ausdehnung sehr unwahrscheinlich gemacht wird. Den Nachweis an frischen Objecten habe ich freilich schuldig bleiben müssen, weil der Dotter an Eiern von diesem Reifezustande schon viel zu dunkel ist, um die Erkennung so feiner Structurverhältnisse zu gestatten.

[2]) Vgl. auch hier wieder die neuen wichtigen Beobachtungen von LINDGREN, l. c. pag. 356.

[3]) EIMER, l. c. pag. 228, vgl. auch WALDEYER, l. c. pag. 70.

sowohl einzeln, als auch schichtweise vom Ei abzulösen. Dies tritt nicht nur auf Schnittpräparaten hervor, sondern ich fand auch, als ich einmal bei Forelleneiern nach geschehener Versilberung das Ei aus dem Follikel auslöste, (hier wegen der Grösse der Eier sehr gut möglich), dass das Epithel nicht mit dem Ei mitging, sondern in ununterbrochener Schicht an der Follikelwand haften blieb[1]).

Allein ungeachtet dieser Schwierigkeiten, welche sich nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse noch nicht beseitigen lassen, bin ich dennoch der festen Ueberzeugung, dass das Follikelepithel in der That die vornehmste, wenn nicht einzige Quelle für die Ernährung und das Wachsthum des Dotters ist und dies durch die Ausläufer bewerkstelligt, welche es durch die Zona radiata hindurch in den Dotter schickt. Hierbei stütze ich mich einerseits auf die bei andern Wirbelthieren beobachteten Thatsachen, welche in extenso bei Waldeyer[2]) einzusehen sind, andererseits aber auf die eigenthümliche Erscheinung, dass, wo bei Knochenfischen die Granulosa der Zona radiata nicht unmittelbar aufsitzt, sondern durch eine secundäre Eihülle von ihr getrennt wird, die Granulosazellen Ausläufer durch diese Hülle hindurchschicken, welche sich bis zur Zona radiata verfolgen lassen. Bis jetzt war allerdings nur ein Fall der Art bekannt, nämlich der Barsch: ich bin so glücklich, einen zweiten ganz ähnlichen hinzufügen zu können.

Beim Barsch entwickelt sich bekanntlich mit zunehmender Reife des Eies zwischen Granulosa und Zona radiata eine mächtige Schicht einer weichen, glashellen Substanz, welche meist als Gallerthülle bezeichnet, von His neuerdings für eine Art von Knorpel angesprochen wurde[3]). Die Follikelepithelzellen, welche jungen Eiern, wie gewöhnlich, dicht aufsitzen, werden durch die sich entwickelnde Gallertschicht von der Zona radiata abgehoben und ziehen sich mit fortschreitendem Wachsthum der Gallertschicht an der dem Ei zugekehrten Seite zu langen Ausläufern aus, die sich bis zur Zona radiata verfolgen lassen. An älteren Eiern (s. Fig. 7 *c*) liegen die Follikelepithelien, durch beträchtliche Zwischenräume von einander getrennt, (ihre Vermehrung scheint also bald still zu stehen), in flachen Vertiefungen der Gallertkapsel und gehen nach unten keilförmig zugespitzt in den Ausläufer über. Dieser ist an seinen beiden Enden am dicksten und stark

[1]) Vgl. hierzu auch His, l. c. pag. 47, der ebenfalls auf die lockere Verbindung der Granulosa mit der Zona radiata aufmerksam macht.

[2]) Waldeyer, l. c. pag. 62, 82, 94.

[3]) His, l. c. pag. 15.

korkzieherförmig gewunden, in der Mitte, wo er gestreckter verläuft, kann er sich zu ausserordentlicher Feinheit verschmälern. An der Zona radiata schienen die Ausläufer mit einer kleinen kegelförmigen Anschwellung zu endigen, doch kann ich nicht unbedingt für die Constanz dieser Erscheinung eintreten.

Den zweiten Fall dieser Art habe ich an Serranus hepatus gefunden. Auch dieser Fisch besitzt eine ganz gleiche Gallertkapsel, wie Perca, sie war zwar an den von mir untersuchten Exemplaren (September) von geringer Dicke, dieselben aber auch noch weit vom Reifezustand entfernt. Sehr eigenthümlich dagegen und ganz abweichend von den bei Perca obwaltenden Verhältnissen zeigte sich das Follikelepithel entwickelt (Fig. 6). Der Gallertkapsel nämlich lag ein Netz mit ganz platten, blassen Zellen mit grossen Kernen unmittelbar auf, welche ebenfalls nicht an einander grenzten, sondern durch Ausläufer von wechselnder Stärke nach allen Richtungen hin unter einander verbunden waren (Fig. 6 *A*). Nach der Zona radiata zu gehen von jeder Zelle mehrere senkrechte, sich oft gabelförmig verzweigende Ausläufer von äusserster Feinheit aus, die die Gallertkapsel durchsetzen und sich bis auf die Zona radiata verfolgen lassen. Die Feinheit dieser Ausläufer ist so gross, dass sie nur frisch mit starken Systemen, an Balsampräparaten aber nicht gesehen werden können. Ueber die Entwicklung dieser merkwürdigen Granulosa habe ich noch keine Erfahrungen: ist dieselbe — und es liegt doch kein Grund zu einer gegentheiligen Annahme vor — als ein echtes Epithel zu betrachten, so haben wir eine Modification desselben vor uns, wie sie wenigstens bei Wirbelthieren noch nicht beschrieben sein dürfte.

Dieser Anschauung über die Ernährung des Eies durch die (supponirten) Ausläufer des Follikelepithels hat sich neuerdings eine zweite höchst eigenthümliche beigesellt, welche von His und seinem Schüler Hj. Lindgren vertreten wird. Nach diesen soll das Follikelepithel durch die Canälchen der Zona radiata in den Dotter einwandern und zwar hat His seine Behauptung sowohl durch theoretische Gründe, besonders durch eine vergleichende Betrachtung der chemischen Constitution des Eidotters und Blutes, als auch durch positive Beobachtungen am Teleostierei [1]), denen Lindgren dann analoge am Säugethierei hinzufügte [2]), zu stützen versucht. Meine negativen Befunde in

[1]) His, l. c. pag. 22. 32 etc.
[2]) Lindgren, l. c. pag. 360.

dieser Beziehung können, besonders da ich meine Untersuchungen nie speciell darauf gerichtet habe, die positiven Angaben der genannten Autoren natürlich nicht entkräften, doch ist es mir unerklärlich, wie das Follikelepithel bei einer so häufigen Einwanderung, wie man sie doch annehmen muss, wenn das Beobachtete Regel sein soll und kein Zufall, stets seine Continuität bewahren kann. Ich habe bei meinen ausgedehnten fast zweijährigen Erfahrungen das Follikelepithel stets von der Fläche als die regelmässigste Mosaik, im Profil stets als ununterbrochene Zellenlage gesehen, wo auch nicht eine Zelle fehlte, oder auch nur anders gestellt war, als ihre Nachbarn. Ausserdem mache ich auf die abweichende Form des Follikelepithels der jungen Teleostiereier (Fig. 10) aufmerksam, welche doch kaum an die Möglichkeit einer Einwanderung denken lassen. Was aber endlich die Deutung betrifft, die LINDGREN den Zöttchen auf der Zona radiata gibt[1], nämlich als in der Einwanderung begriffene Follikelepithelien, so glaube ich, wäre der Autor selbst nicht auf diesen Gedanken gekommen, wenn er einmal nur einen Fisch mit typischen Zöttchen selbst untersucht hätte, was nach seiner ausdrücklichen Versicherung nicht geschehen ist. Es bleibt bei dieser Deutung unverständlich, wie die Zöttchen zu jeder Zeit mit der grössten Regelmässigkeit in genau derselben Gestalt und genau denselben gegenseitigen Abständen auf der Eioberfläche gefunden werden sollten, oder wählen bei Gasterosteus die Zellen zur Einwanderung immer nur eine bestimmte schmale Zone um die Mikropyle, während sie bei den Cyprinoiden fortwährend auf der ganzen Eioberfläche einwandern? Wie erklärt sich LINDGREN ferner das beständige Deficit an Nahrungsmaterial, das Eier mit spärlichen, zerstreut stehenden Zöttchen (Gasterosteus, Cottus, Gobio) beständig solchen gegenüber haben müssen, bei welchen die Zöttchen so dicht gedrängt stehen (Cyprinoiden, Fig. 12), dass ihr Flächenbild lange mit der Zeichnung der Zona radiata verwechselt werden konnte? Endlich aber gebe ich zu bedenken, dass nach aussen auf die Zöttchen das Follikelepithel ohne jede Unterbrechung in ganz zusammenhängender Schicht folgt und auch nie irgend einen bemerklichen Zusammenhang mit demselben zeigt, was doch weit mehr gegen eine Einwanderung als für dieselbe spricht. Ich muss also auf diese Gründe gestützt, diese Anschauung für ebenso unhaltbar erklären, als die jüngst von EIMER aufgestellte[2], bei der das Protoplasma denselben Weg wieder

[1] LINDGREN, l. c. pag. 364. [2] EIMER, l. c. pag. 421.

zurückmachen muss. Nach Eimer sind die Zöttchen nämlich »nichts Anderes, als Dottermasse, welche durch die Poren der Eihülle hindurch aus dem Ei herausgetreten ist« und auch Eimer will solche Vorgänge direct beobachtet haben. Ich glaube man braucht nur an die typische Anordnung, Gestalt und Grösse der Zöttchen bei den einzelnen Fischspecies, welche doch mit einem mehr regellosen Hervorquellen von Protoplasmamassen unvereinbar ist, zu erinnern, um dieser Aufstellung den Boden zu entziehen. Ausserdem sehe ich nicht ein, wo neben den Ausläufern der Follikelepithelien, die nach Eimer wenigstens die Canälchen der Zona radiata ausfüllen, noch Raum für die Dottermasse bleiben soll. Ich muss daher beiden Autoren gegenüber ausdrücklich darauf hinweisen, dass, wie auch die unbefangene Beobachtung der älteren Forscher ausnahmslos gefunden hat, die Zöttchen nichts weiter, als secundäre Anhangsgebilde der Zona radiata sind, welche weder mit dem Follikelepithel, noch mit dem Dotter irgend etwas zu thun haben.

Ueber das successive Auftreten der einzelnen Eihüllen haben wir bis jetzt nur Angaben von Kölliker[1]. Der zuerst erscheinende Theil ist nach ihm die Basalmembran der Zöttchen (die äussere Lamelle der porösen Eihaut), dann folgen die Zöttchen und zuletzt die Zona radiata. Ich hatte Gelegenheit, hierüber an Schnittpräparaten einige Beobachtungen zu machen, welche, auch wenn ich von der äusseren Lamelle absehe, über deren Auftreten ich nichts ermitteln konnte, doch erheblich von den Kölliker'schen Angaben abweichen. Ich sehe überall mit der grössten Deutlichkeit zuerst die Zona radiata auftreten und erst, wenn diese eine gewisse Dicke erlangt hat, ungefähr gleichzeitig aussen die Zöttchen und innen die gestreifte Zonoidschicht erscheinen.

Der Dotter ist an nahezu reifen Eiern ganz mit Dotterkugeln Dotterplättchen und Fetttropfen erfüllt, nur eine Zone um das Keimbläschen bleibt gewöhnlich bis zuletzt frei und hält sich also länger als die Zonoidschicht. Die Verschiedenheiten in der Grösse, Zahl und Lage der Fetttropfen, ebenso wie der Dotterkugeln sind so vielfach und genau beschrieben worden, dass ich mir ein näheres Eingehen auf dieselben wohl ersparen kann. Bezüglich ihrer Anordnung möchte ich Eimer gegenüber bemerken, dass sie allerdings an dünnen Schnitten gehärteter Eier oft herausfallen und dann das zwischen ihnen befindliche Protoplasma in Gestalt eines Netzwerkes zurück-

[1] Kölliker, l. c. pag. 86.

lassen, dass aber aus einer solchen, bei einer coagulirten Flüssigkeit ganz natürlichen Erscheinung nicht auf ein präformirtes Protoplasmanetz geschlossen werden kann[1]). Was ich über die Entstehung der Dotterkugeln beobachten konnte, hat mir GEGENBAUR's Anschauung[2]), dass sie aus feinen Niederschlägen des Dotters nach und nach heranwachsen, bestätigt. Ich möchte nur das hervorheben, dass ihre Bildungsstätte am Fischei, wie es scheint, ausnahmslos die peripherischen Dotterschichten sind. Dort an der Grenze gegen die Zonoidschicht bildet sich meist ein einfacher Kreis von Dotterkugeln, an den sich dann nach dem Centrum zu successive neue Schichten anlagern. Nur selten sah ich — einmal bei jungen Eiern von Alburnus lucidus, einmal bei Cepola rubescens — einen Kranz von Dotterkugeln und -Plättchen, der das Keimbläschen in einiger Entfernung spangenförmig umfasste, auch HIS hat einmal etwas Aehnliches an jungen Lachseiern gesehen[3]). Diese Ausnahmen zeigen aber, dass die Beobachtung EIMER's[4]) an Reptilieneiern, wonach die Dotterkugeln im Centrum entstehen und nach der Peripherie zu wandern, keine allgemeine Gültigkeit besitzt.

Das Keimbläschen zeigt, mit Ausnahme der jüngsten Eier, für die ich es zweifelhaft lassen muss, immer eine deutliche, sich oft in Falten legende Membran, deren innerer Seite die zahlreichen Keimflecke wie Knöpfe aufsitzen. Da dieselben an den ältesten Eiern nicht grösser sind und denselben Abstand bewahren, wie zur ersten Zeit ihres Auftretens, während das Keimbläschen sich auf ein Vielfaches seines ursprünglichen Volumens vergrössern kann, so folgt hieraus eine starke Vermehrung der Keimflecke. An den jüngsten Eiern fand ich oft nur ein oder zwei grosse und zwar centrale Keimflecke, dasselbe fand sich ausnahmslos an jungen Eiern von Anguilla. Eine Streifung der Wand des Keimbläschens habe ich nie bemerkt.

Eine nähere Besprechung verdient jedenfalls auch das Follikelepithel, nicht nur, weil es neuerdings für die jüngsten Stadien von HIS geläugnet worden ist, sondern weil unsere Kenntnisse von demselben überhaupt noch unvollständig sind. Die erste Beschreibung des Follikelepithels, ohne dass es aber als solches bezeichnet wird, findet sich

---

[1]) EIMER, l. c. pag. 222.
[2]) GEGENBAUR, l. c. pag. 405.
[3]) HIS, l. c. pag. 29.
[4]) EIMER, l. c. pag. 222.

bei Vogt[1]), der aus einer Verschmelzung seiner Zellen die Zona radiata (Membrane coquillière) hervorgehen lässt. Die Beschreibung bei Vogt und Pappenheim[2]) ist nur eine Reproduction dieser ersten. Die erste, wie mir scheint, aber etwas schematische Abbildung gibt Meckel v. Hemsbach vom Goldfisch[3]), dann folgt Leydig[4]), der das Epithel eines jungen Eierstockseies von Trigla hirundo, aber auch nicht mehr intact abbildet. Ausser Kölliker[5]), Reichert[6]) und Lereboullet[7]), die das Follikelepithel mehr gelegentlich erwähnen, haben wir dann noch Beschreibungen und theilweise auch Abbildungen von Allen Thomson[8]), Ransom[9]) und Waldeyer[10]) erhalten, welche indessen alle nicht auf die Verschiedenheit des Epithels an verschieden alten Eiern näher eingehen. Ransom, der auch eine gute Abbildung der Granulosa junger Eier gibt, ist zugleich der erste, welcher von der heftigen Einwirkung des Wassers auf sie Notiz nimmt[11]). Endlich hat in neuester Zeit His[12]) die Existenz des Follikelepithels bei jüngeren Eiern bestritten und das ältere für eine spätere Bildung erklärt, die von eingewanderten Leucocyten abgeleitet werden müsste.

Dem gegenüber behaupte ich nun, dass das Fischei zu allen Zeiten eine Granulosa besitzt. Dieselbe ist zwar an jüngeren Eiern schwer sichtbar, lässt sich aber sowohl frisch, als auch durch Silber stets nachweisen. Legt man nämlich Fischeier einige Zeit ins Wasser, so quillt das Follikelepithel und springt buckelförmig in das Innere des Eies vor. Stellt man dann auf den Rand des Eies ein, so erhält man Bilder, wie das von His, Taf. II, Fig. 13 *a* und er-

---

[1]) Agassiz und Vogt, l. c. pag. 84.

[2]) Vogt und Pappenheim, l. c. pag. 361.

[3]) Meckel v. Hemsbach. Die Bildung der für partielle Furchung bestimmten Eier der Vögel im Vergleich mit dem Graaf'schen Follikel und der Decidua des Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zool. III. 1851. Taf. XV, Fig. 1.

[4]) Leydig. Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Müll. Arch. 1854. Taf. XII, Fig. 6.

[5]) Kölliker, l. c. pag. 90.

[6]) Reichert, l. c. pag. 96.

[7]) Lereboullet, Ann. sc. nat. 1854. pag. 239.

[8]) Allen Thomson, l. c. Fig. 67, 69.

[9]) Ransom, Philos. Transact. 1867, pag. 440.

[10]) Waldeyer, l. c. pag. 80.

[11]) Ransom, ibid. Pl. XV. Fig. 13.

[12]) His, l. c. pag. 36. Uebrigens sind bei dieser Zusammenstellung die Beschreibungen und Abbildungen des wegen seiner abweichenden Verhältnisse so leicht sichtbaren Follikelepithels von Perca absichtlich übergangen worden.

kennt leicht, dass auch das von allen anderen Autoren abgebildete Epithel fast ausnahmslos solches durch Quellung sichtbar gewordenes ist. Von der Fläche betrachtet, stellt es sich unter solchen Umständen als ein Mosaik von grossen blassen Zellen dar, an denen auch runde glänzende Kerne sichtbar werden. Auf schonendere Weise gelangt man mittelst Silber zu seiner Ansicht, auf welchem Wege folgende Resultate gewonnen wurden.

Das Follikelepithel besteht bei den jüngsten Eiern (Fig. 10) aus grossen blassen, sehr regelmässig polygonalen, aber dabei ungemein platten Zellen, welche so gross sind, dass vielleicht 6—8 zur Umhüllung eines jungen Eies ausreichen. Je mehr nun die Eier wachsen, desto kleiner wird ihr Follikelepithel. Indem die Granulosazellen sich wahrscheinlich durch Theilung vermehren, gewinnen sie in dem Maasse im radialen Durchmesser, als sie im tangentialen verlieren, so dass sie schon an mittelgrossen Eiern im Profil sichtbar zu sein pflegen. Dabei ist ihre Grössenabnahme nach der Fläche so bedeutend, dass vielleicht zehn Granulosazellen und mehr eines älteren Eies auf eine eines jüngeren gehen. An reifenden Eiern sind sie dann keilförmig oder kubisch (Fig. 12), nur an reifen Eiern von Clupea harengus fand ich sie, obgleich im Profil gut sichtbar, walzenförmig mit grösstem tangentialen Durchmesser.

Da ich diese eigenthümliche Grössenveränderung des Follikelepithels in zahlreichen Beobachtungsreihen durch alle Stadien verfolgt habe, so bin ich auch in der Lage, den abweichenden His'schen Behauptungen mit der grössten Bestimmtheit entgegen zu treten. Die sogenannte Endothelscheide der jungen Eier bei His (Taf. II, Fig. 2 *a*) ist, wie schon Ludwig [1]) aus mehr theoretischen Gründen richtig geschlossen hat, in der That nichts weiter als das Follikelepithel. Man findet allerdings, wenn das Follikelepithel zuerst im Profil sichtbar wird, in dem zu dieser Zeit mächtig entwickelten Stroma überall Rundzellen zerstreut und an manchen Orten in grösserer Menge angehäuft, welche einige Aehnlichkeit mit dem Follikelepithel zeigen und oft bis dicht an die Theca folliculi herantreten. So lange ich über die Natur des auf jungen Eiern sichtbaren Epithels noch im Unklaren war, schienen solche Bilder der His'schen Ansicht günstig zu sein, sie verloren aber, abgesehen davon, dass eine Beziehung dieser Zellen zu den Gefässen nicht nachzuweisen

[1] Ludwig. Ueber die Eibildung im Thierreiche. Verhdlg. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Neue Folge VII. 1874. pag. 33.

war, für mich alle Beweiskraft, sobald ich den continuirlichen Uebergang erkannte, der zwischen dem kleinen kubischen Follikelepithel älterer und dem grossen plattzelligen jüngerer Eier besteht. Zum Ueberfluss will ich noch erwähnen, dass diese Rundzellen im Bindegewebe von Fischen, welches überhaupt mehr dem embryonalen höherer Wirbelthiere ähnelt, nicht gerade selten zu sein scheinen: ich fand sie in den Nieren, in dem Fette zwischen den Blättern des Mesorchiums, in der Mucosa des Darmes, der Cutis und an anderen Orten.

Die erste Entstehung der Eierstockseier ist noch in vielen Punkten dunkel. Nach den Angaben aller älteren Schriftsteller von Baer bis auf Allen Thomson herab soll das Keimbläschen sich zuerst bilden und um dieses sich dann der Dotter ablagern — eine Vorstellung, die durch keine exacte Beobachtung erwiesen, mit unseren modernen Anschauungen über Zellgenese ganz unverträglich ist. Wir haben ausserdem für die Knochenfische nur noch die bei Waldeyer[1]) sich findenden Angaben, die, wie es sich ja auch erwarten liess, einen Modus der Eibildung feststellten, wie er sich bei allen übrigen Wirbelthierclassen wiederfindet, nämlich durch Einstülpung von Zellenschläuchen vom Keimepithel aus. Aber auch die Waldeyer'sche Darstellung ist noch in manchen Punkten unklar. Erstens ist es, wie Ludwig richtig bemerkt[2]) zu bedauern, dass Waldeyer einen so neuen und wichtigen Fund durch keine einzige Abbildung erläutert hat, ferner sagt er nichts über das Alter des Thieres und die Jahreszeit resp. den Grad der Geschlechtsreife, bei welchem dasselbe untersucht wurde, und endlich verschweigt er, auf welche Weise er sich von dem Zusammenhange der schlauchförmigen Einstülpungen mit dem Keimepithel, das er mit Recht »schwer sichtbar« nennt, überzeugt hat.

Ich muss nun nach meinen Erfahrungen behaupten, dass Präparate, welche für einen Modus der Eibildung beweisend sein sollen, bei Knochenfischen wenigstens nur Durchschnittsbilder gehärteter Objecte sein können. Die Untersuchung frischer Präparate wird sich bei dem bedeutenden Durchmesser der Ovariallamellen, welcher die Bildung einer Falte nicht zulässt, immer auf eine Flächenansicht

---

[1]) Waldeyer, l. c. pag. 80. Ich sehe übrigens von der neuesten abweichenden Syrski'schen Darstellung (s. Anm. 1 auf pag. 511, ausdrücklich ab, weil eine kritische Besprechung derselben nach den Angaben des Referats allein nicht möglich ist.

[2]) Ludwig, l. c. pag. 179.

des Keimepithels resp. der darunter liegenden Eischläuche beschränken, wobei es meiner Ansicht nach unmöglich ist den exacten Nachweis des Zusammenhanges beider zu liefern.

Aber auch an den Durchschnittsbildern ist eine Bedingung zu erfüllen, welche sich leider bei weitaus den meisten Teleostiern nicht verwirklicht findet. Die Zellen des Keimepithels müssen eine solche Form haben, dass sie im Profil wirklich sichtbar sind, dies ist aber unter allen Fischen, die ich untersucht habe, nur bei sehr wenigen der Fall, nämlich bei Ophidium barbatum, Serranus Cabrilla, Perca fluviatilis und Zeus faber. Bei den beiden ersten Species ist das Keimepithel ein schönes hohes Cylinderepithel mit basal stehenden Kernen (Fig. 8 *a*), bei Perca ist es schon bedeutend niedriger, walzenförmig mit grossen centralen Kernen (Fig. 7 *a*), aber noch deutlich im Profil sichtbar, das von Zeus faber ist noch niedriger und oft schon undeutlich. Bei allen übrigen Fischen dagegen, insbesondere bei allen Cyprinoiden, Esoces und Salmoniden besteht das Keimepithel aus grossen platten Pflasterzellen mit eigenthümlich geschwungenen Contouren (Fig. 9), welche vollkommen dem Epithel seröser Häute gleichen und wie dieses, nur durch Silber sichtbar zu machen sind [1]. Unter besonders günstigen Verhältnissen, d. h. bei sehr gelungener Färbung und feinen Schnitten gelingt es zuweilen, wenigstens die Kerne im Profil zu erkennen, einmal konnte ich auch beim Hecht durch aufmerksame Musterung der Uebergangsstelle des Ovarialcanalepithels in das Keimepithel letzteres noch eine Strecke weit auf den Eierstock verfolgen, bei Cyprinoiden dagegen habe ich auf Querschnitten nie eine Spur davon gesehen.

Ein Versuch zur Erforschung der Oogenese wird also nur bei den obengenannten Fischen überhaupt auf Erfolg zu rechnen haben. Ich meinerseits hielt mich an die allein leichter zugängliche Perca und war hier so glücklich, einige Male bei frisch abgelaichten Weibchen die gewünschten Aufschlüsse zu erhalten, während ich merkwürdiger Weise — aber wohl nur zufällig — bei jungen Thieren immer vergeblich danach gesucht habe. Später erhielt ich auch

---

[1] Bei dieser ganz abweichenden Gestalt des Keimepithels könnte man im Zweifel sein, ob das von mir gesehene Epithel auch wirklich das Keimepithel war. Eine Verwechselung ist indessen nur mit dem Follikelepithel der darunter liegenden Eier möglich und diese wird allein schon dadurch ausgeschlossen, dass man an gelungenen Silberpräparaten beide versilbert erhält und durch Aenderung der Einstellung bald das eine, bald das andere zur Anschauung bringen kann.

ähnliche, aber lange nicht so deutliche Bilder von Serranus Cabrilla (Fig. 8 *c*).

In einem frisch abgelaichten Ovarium von Perca findet man, wie gewöhnlich, mit Ausnahme einzelner, zufällig zurückgebliebener reifer Eier, welche dann einer Fettmetamorphose anheimfallen, nur junge Eier, welche für den nächsten Laich bestimmt sind. Es entstehen dann zum Ersatz neu diejenigen Eier, welche für das nächstnächste Jahr zur Reife bestimmt, jetzt die zweite Generation bilden sollen. Man findet nämlich zwischen den jüngeren Eiern, welche bald mächtig zu wachsen anfangen (Fig. 11 *a*) zahlreiche Anhäufungen von Zellen (Fig. 11 *b*), welche dicht unter dem Epithel liegen und oft einen directen Zusammenhang mit demselben unzweifelhaft erkennen lassen. Diese Anhäufungen sind selten schlauchförmig, meist mehr oder weniger rund oder keilförmig, die Zellen, aus denen sie bestehen, zeigen alle Uebergänge von denen des Keimepithels bis zu den kleinsten wirklichen Eiern und schon bei einer geringen Grössenzunahme zeichnen sie sich durch ihren hellen grossen Kern aus. Sowohl nach der Analogie, als auch nach den Uebergängen der Zellen zu wirklichen Eiern, welche leicht zu finden sind, ist es kein Zweifel, dass wir in diesen Einstülpungen die Bildungsstätte neuer Eier vor uns haben. Bemerkenswerth ist, dass, während ich bei Perca niemals eine Unterbrechung des Epithels beobachtet habe und die Einstülpungen sogar sehr rasch durch eine Bindegewebsschicht von ihm getrennt werden, dasselbe sich bei Serranus cabrilla langsamer zu regeneriren scheint. Hier sieht man oft eine oder mehrere junge Eizellen, die schon eigene Follikel besitzen, so in das Epithel hereinragen, dass dasselbe eine vollkommene Unterbrechung erleidet (Fig. 8 *b*) und es ist nach Allem wenigstens sehr wahrscheinlich, dass diese Eier aus den jüngsten Einstülpungen entstanden sind.

Hat man sich über den Eibildungsprocess bei Perca eine genügende Klarheit verschafft, so gelingt es auch, die erwähnten Einstülpungen bei den Cyprinoiden wiederzufinden. Im Ganzen sind hier alle Verhältnisse gleich, nur gelingt es wegen der Beschaffenheit des Keimepithels nicht, den wichtigen Nachweis des Zusammenhanges zwischen ihm und den Einstülpungen zu führen, doch glaube ich, dass bei völliger Analogie aller sonstigen Verhältnisse auch die Eibildung denselben Gesetzen unterliegen wird.

Uebrigens scheint dieser ganze Process bei Fischen sehr schnell vorüber zu gehen. Durch das rasche Hineinwuchern bindegewebiger

Septa, wodurch die jungen Eier in eigene Follikel zu liegen kommen, werden die ursprünglichen Einstülpungen bald verwischt und neue scheinen schon kurze Zeit nach der Laichzeit nicht mehr gebildet zu werden, wenigstens ergaben mir Eierstöcke, die ich später als einen Monat nach derselben untersuchte, nur negative Resultate.

Eine Frage, die ich zu meinem Bedauern ganz offen lassen muss, ist die nach der Abstammung des Follikelepithels. Wie wir wissen, entsteht dasselbe bei den bisher genauer untersuchten Wirbelthierclassen so, dass eine centrale Zelle den anderen im Wachsthum voraneilt und sich um diese, das künftige Ei, die anderen Zellen als Follikelepithel gruppiren. Ich muss nun gestehen, dass ich mich von diesem Vorgange bei Fischen niemals habe überzeugen können. So lange ich die Einstülpungen verfolgen konnte, wuchsen alle Zellen mehr oder minder gleichmässig, und wo etwa eine der anderen im Wachsthum vorauseilte, liess sich doch niemals eine Gruppirung der übrigen Zellen um dieselbe wahrnehmen, welche an die von Säugethieren her bekannten Bilder erinnert hätte. Da nun aber die jüngsten Eier, welche ich isoliren konnte, schon sämmtlich ein Follikelepithel besassen, so glaube ich es trotzdem von dem Keimepithel ableiten zu müssen, sei es nun, dass sich aus jeder Einstülpung doch nur ein Follikel bildet, oder sei es, dass jedes Ei bei seiner Differenzirung aus dem Keimepithel schon seinen Granulosaüberzug besitzt. Es sieht allerdings unwahrscheinlich aus, dass die runden oder kubischen Zellen der jüngsten Einstülpungen sich wieder in die grossen, ungemein platten Zellen der jüngsten Follikel verwandeln sollten, wie sie es bei der Annahme des ersten Modus thun müssten: da sie aber bei Fischen mit cylindrischem Keimepithel dieser Umgestaltung auf jeden Fall unterliegen, sobald wir nur ihren Keimepithelursprung als sicher annehmen, so kann dies Bedenken nicht als ein Gegenbeweis angesehen werden.

Waldeyer[1] findet allerdings die Bildung des Follikelepithels beim Hecht analog der der übrigen Wirbelthiere, da er aber keine Abbildungen gegeben hat und ich beim Hecht nie das Glück gehabt habe, Eibildungsstadien anzutreffen, so muss ich es vorläufig dahin gestellt sein lassen, in wie weit seine Angaben begründet sind.

Einige Bemerkungen über die Anhangsgebilde der weiblichen Geschlechtsorgane mögen hier noch schliesslich Platz finden. Die

[1] Waldeyer, l. c. pag. 80.

Mündung des Oviducts ist bekanntlich eine einfache Querspalte, selten erhebt sich ihre Umgebung zu einer Papille und noch seltener verlängert sich diese Papille zu einem röhrenförmigen Gebilde, welches zum Absetzen der Eier dient, also zu einer Legröhre. Unter allen Gebilden dieser Art nehmen zwei durch ihre eigenthümliche Gestalt unser besonderes Interesse in Anspruch, nämlich die Legröhre des Rhodeus amarus und die des Serranus hepatus. Die bizarre Form des ersteren ist von v. Siebold genau beschrieben worden[1], die Siebold'sche Entdeckung, dass die Harnblase in die Legröhre mündet, kann ich nach eigenen Untersuchungen bestätigen. Der Bau dieser Legröhre ist sehr einfach. Die Epidermis des Körpers überkleidet sie ebenfalls und lässt ein Stratum Malpighii und eine Hornschicht deutlich erkennen, zu bemerken ist, dass die Grenze gegen die Cutis eine gerade Linie bildet. Die Cutis, welche die ganze Legröhre eigentlich bildet, besteht aus einem undeutlich faserigen, sehr zellenreichen Bindegewebe, welches vollkommen den Charakter des embryonalen höherer Wirbelthiere zeigt, und trägt an der Grenze gegen die Epidermis eine Schicht von reich verästelten Pigmentzellen. Das Lumen der Legröhre ist eine vielfach verzweigte Querspalte, welche von einem schönen Cylinderepithel mit langen spindelförmigen Kernen ausgekleidet wird. Von glatten Muskeln findet sich in dem ganzen Gebilde keine Spur, was auch mit dem während des Lebens beobachteten Mangel an Contractilität stimmt.

Die Haupteigenthümlichkeit der Legröhre des Serranus cabrilla, welche in ihren makroskopischen Verhältnissen schon von Dufossé hinreichend genau beschrieben worden ist[2], besteht darin, dass sie gewöhnlich von der Geschlechtsöffnung aus nach Innen in den Eierstock hineinragt und bei der Eiablage wie ein Handschuhfinger nach aussen umgestülpt wird. Sie besteht im Wesentlichen aus glatten Muskeln, welche kreisförmig um das eine schmale Spalte bildende Lumen angeordnet sind. Auf diese folgt noch eine bei der gewöhnlichen Lage d. h. der Einstülpung in den Eierstock innere Schicht von embryonalen Bindegewebe, welches stark längsgefaltet ist. Das Lumen der Legröhre wird von einem Cylinderepithel ausgekleidet, die äussere Fläche bedeckt ebenfalls ein Cylinderepithel, welches die unmittelbare Fortsetzung des Keimepithels auf dieselbe ist.

---

[1] Siebold, l. c. pag. 118.
[2] Dufossé, l. c. pag. 304.

Ich möchte diesen Aufsatz nicht schliessen, ohne des augenblicklich interessantesten Punktes in den Geschlechtsverhältnissen der Fische, des Hermaphroditismus wenigstens mit einigen Worten zu gedenken. Ausgedehntere Erfahrungen zu machen, liess mein äusserst beschränktes Material nicht zu, man wird aber diesen Mangel um so weniger empfinden, als wir in der nächsten Zeit von anderer Seite her eine erschöpfende Darstellung dieser Verhältnisse zu erwarten haben.

Für die Serranus-Arten (Fig. 13) will ich auf die noch heute in den meisten Punkten genügende Beschreibung Dufossé's hinweisen und nur einige Verschiedenheiten der drei Species berühren, welche Dufossé ausser Acht gelassen hat. Dufossé's Beschreibung scheint sich, ebenso wie seine sämmtlichen Abbildungen, auf Serranus cabrilla zu beziehen, er versichert aber ausdrücklich, dass er zwischen den drei Species keine Verschiedenheiten gefunden hätte [1]. Das ist aber in diesem Umfange nicht richtig. Der Hauptunterschied ist der Mangel der merkwürdigen Legröhre des Serranus cabrilla, welche ich bei den beiden anderen Species nicht finden konnte. Obgleich ich sie auch auf Querschnittreihen vermisste, so will ich aber doch die Möglichkeit eines Irrthums zugeben, da meine Exemplare in verhältnissmässig jugendlichem Stadium waren und ich die Legröhre, falls sie sehr rückgebildet war, doch wohl übersehen haben könnte. Eine andere Verschiedenheit dagegen finde ich in dem Verhältniss des Hodens zum Vas deferens. Während nämlich Serranus cabrilla ein grosses freies, in der von Dufossé beschriebenen Weise eine Differenzirung der Eierstockswand bildendes Vas deferens besitzt, reicht bei den anderen Arten der Hoden fast bis zur Mündung des Oviducts und wird besonders bei Serranus hepatus an dem grössten Theil seiner Peripherie von einem spaltenförmigen Vas deferens eingefasst, in welches sich die zu ihm senkrecht gestellten Hodencanälchen ergiessen. Das eigenthümliche, nur Serranus cabrilla zukommende aus hohen Cylinderzellen bestehende Keimepithel überzieht hier auch die Eierstocksfläche des Hodens, dem bei allen drei Arten niemals Ovariallamellen aufgesetzt sind. — Erwähnen will ich dann noch, dass ich bei einem sehr jungen Serranus hepatus noch keine Spur vom Hoden gefunden habe, eine

[1] »Tous les individus des espèces Serranus scriba, S. cabrilla et S. hepatus, sans aucune exception, ont les organes génitaux conformés de même . . . .« Dufossé, l. c. pag. 300.

Gelegenheit, diese Beobachtung zu wiederholen, hat sich mir nicht dargeboten.

Der hauptsächlichste Unterschied der Chrysophrys aurata Fig. 14 gegen Serranus besteht darin, dass Hoden und Eierstock sich gleich weit erstrecken. Der stark entwickelte Hoden besitzt einen tiefen Hilus und ist zu beiden Seiten des Hilus in lange Spitzen ausgezogen, so dass er eine tief-herzförmige Gestalt erhält. Die beiden Spitzen setzen sich in eine bindegewebige Membran fort, welche sich mit der der anderen Seite vereinigt und mit dem Hilus des Hodens zusammen einen im Querschnitt annähernd kreisförmigen Raum einschliesst. Dies ist der Ovarialcanal, resp. das Ovarium. Der Hode liegt also, wie bei Serranus, in der Wand des Eierstocks, der Unterschied ist, dass während bei Serranus der Hoden als ein nach innen vorspringendes Appendix des Eierstocks erscheint, der Eierstock hier sich wie ein in den Hilus des Hodens eingelagertes Appendix zu demselben ausnimmt. In entsprechender Weise ist auch das Vas deferens stärker entwickelt. Es nimmt, aus langgezogenen dickwandigen Cavernen bestehend, die ganze Grenzlinie zwischen Hoden und Eierstock ein, wo sich auch die radiär gestellten, aber nur kurzen und vielfach mit einander anastomosirenden Hodencanälchen in dasselbe ergiessen. Sobald es frei geworden ist (was ungefähr an derselben Stelle geschieht, wo auch das eiertragende Parenchym verschwindet), umschliesst es sofort den ganzen Ovarialcanal und dieser präsentirt sich nun im Querschnitt als eine weite Spalte, deren Wände überall aus einem cavernösen Maschenwerk zusammengesetzt sind (Fig. 15). So bleibt es bis zur Mündung. Die Wände des Vas deferens bestehen aus längsverlaufender glatter Muskulatur, seine Hohlräume sind, ebenso wie der Ovarialcanal von einem kurz-cylindrischen Epithel, ausgekleidet. Die Eierstockslamellen verlaufen der Längsachse des Eierstocks parallel, sie sitzen nur der dem Hoden entgegengesetzten Seite auf, während die demselben zugewandte durchgängig frei bleibt.

Chrysophrys soll nach Syrski[1]) constant hermaphroditisch sein: von den beiden mir nur zur Verfügung stehenden Exemplaren fand ich bei dem einen in dem Ovarium unter fast ganz gleichen Verhältnissen keine Eier, sondern dasselbe einen einfachen leeren Schlauch darstellend. Interessant war bei beiden Exemplaren die ungleiche Entwicklung der Geschlechtsorgane September: während

[1]) Schwalbe und Hofmann. Jahresbericht V. pag. 345.

der Hoden vollkommen reif war und Hodencanälchen und Vas deferens von reifem Sperma strotzten, bot der Eierstock nur ganz junge Eier, sämmtlich ohne Zona radiata und Dottereinlagerungen, dar. Sollte dieser Befund constant und die Brunstzeit für beide Geschlechtsorgane eine verschiedene sein, so müsste hier nothwendig gegenseitige Befruchtung stattfinden und wir hätten schon unter den jetzt bekannten hermaphroditischen Fischen eine vollkommene Uebergangsreihe, von dem sich selbst befruchtenden Serranus[1]) zu der Chrysophrys mit Wechselbefruchtung, welche wieder durch die Fische mit inconstantem Hermaphroditismus zu den gewöhnlichen Verhältnissen hinüber leitet.

Von den übrigen inconstant hermaphroditischen Fischen erwiesen sich die mir zu Gebote stehenden Exemplare als nicht hermaphroditisch, so dass ich keine Erfahrungen über sie besitze. Von den durch Malm[2]) bekannt gewordenen neuen Fällen kann ich nur Scomber scomber gelten lassen: der von ihm bei Clupea harengus gefundene Hermaphroditismus dagegen ist sicher, wie schon die Lage des Eierstocks auf der einen, des Hodens auf der anderen Seite beweist, als pathologisch zu betrachten.

Erlangen, den 20. Februar 1878.

## Erklärung der Abbildungen.

### Taf. XXVIII.

Fig. 1. Hälfte eines Querschnittes durch den unreifen Hoden von Alburnus lucidus. Vergr. 200.

*a* Vas deferens.
*b* Hodenfollikel (Acini).
*c* Mündung eines Acinus in das Vas deferens.
*d* Fett zwischen den Blättern des Mesorchiums.
*e* Pigmentzellen.

[1]) Dufossé, l. c. pag. 321.

[2]) Malm. Om Monoecism hos Fiskar. Oefversigt af kongl. Vetensk.-Akad. Förhandl. 1876. No. 5, pag. 67. Stockholm 1877.

Fig. 2. Querschnitt durch den geschlechtsreifen Hoden von Rhodeus amarus. Geringe Vergr.
*Vd* Vas deferens.

Fig. 3. Querschnitt durch den geschlechtsreifen Hoden von Perca fluviatilis. Geringe Vergr.
*a* Hilus.
*b* Vas deferens.

Fig. 4. Querschnitt durch den Hoden von Blennius sanguinolentus. Vergr. doppelt so stark, als Fig. 2 u. 3.
*a* Reifer Theil.
*b* Unreifer Theil.
*c* Arterie.
*d* Vas deferens.

Fig. 5. Querschnitt durch den Hoden von Syngnathus acus. Mäss. stark vergr.
*a* Epithel.
*b* Ringmuskelschicht.
*c* Längsmuskeln.

Fig. 6. Follikelepithel von Serranus hepatus, frisch. Stark vergr. (SEIBERT Imm. VII, Oc. 0.)
*A* Von der Fläche.
*B* Halb im Profil, wie es bei leichtem Druck auf das Deckgläschen erscheint.
*a* Die Gallertkapsel.
*b* Zellen des Follikelepithels.
*c* Ausläufer derselben gegen die Zona radiata hin.
*d* Zona radiata.
*e* Aeussere Lamelle derselben.
*f* Dotter.

## Tafel XXIX.

Fig. 7. Querschnitt durch die Eihüllen eines Eies von Perca fluviatilis (März) vom Rande einer Ovariallamelle. Starke Vergr. (ZEISS, Imm. VII, Oc. 0.)
*a* Keimepithel.
*b* Theca folliculi.
*c* Follikelepithel.
*d* Gallerthülle.
*e* Ausläufer des Follikelepithels.
*f* Aeussere Lamelle der Zona radiata.
*g* Zona radiata.
*h* Dotter.

Fig. 8. Querschnitt durch eine Ovariallamelle von Serranus cabrilla. Mäss. vergr.
*a* Keimepithel.
*b* Unterbrechungen desselben durch jüngste Eier.
*c* Epitheliale Einstülpung.
*d* Aelteres Ei.
*e* Jüngere Eier.
*f* Follikelepithel des älteren Eies.

Fig. 9. Eierstockslamelle von Barbus fluviatilis, von der Fläche betrachtet, mit Silber behandelt, um das Keimepithel zu zeigen. Vergr. 200.

Fig. 10. Junges Eierstocksei von Gobio fluviatilis, mit Silber behandelt, um das Follikelepithel zu zeigen. Vergr. 300.

Fig. 11. Querschnitt einer Eierstockslamelle von Perca fluviatilis (Mitte August). Vergr. 200.

*a* Junge Eier.
*b* Epitheliale Einstülpungen.
*c* Keimepithel.

Fig. 12. Querschnitt durch den Rand eines nahezu reifen Eifollikels von Alburnus lucidus. Starke Vergr. (Zeiss, Imm. VII, Oc. 0.)

*a* Basalmembran (Theca folliculi).
*b* Follikelepithel.
*c* Zöttchenschicht.
*d* Zona radiata.
*e* Raum durch partielles Abheben des Dotters in der Erhärtungsflüssigkeit entstanden.
*f* Gestreifte } Lage der Zonoidschicht.
*g* homogene }
*h* Dotter.

Fig. 13. Querschnitt durch die Geschlechtsorgane einer Seite von Serranus hepatus. Schwache Vergr.

*a* Eierstock.
*b* Hoden.
*c* Vas deferens.
*d* Ovarialcanal.

Fig. 14. Querschnitt durch die Geschlechtsorgane einer Seite von Chrysophrys aurata. Vergr. halb so stark als Fig. 13.

*a* Hoden.
*b* Vas deferens.
*c* Eierstock.
*d* Ovarialcanal.

Fig. 15. Querschnitt durch Tube und Vas deferens von Chrysophrys. Vergr. wie Fig. 13.

*a* Tube.
*b* Vas deferens.
*c* Mesenterium zum Rectum.
*d* Die Mesorchien (pigmentirt).
*e* Fett zwischen ihnen.
*f* Blutgefässe.

Lith. Anst. v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Fig. 1.

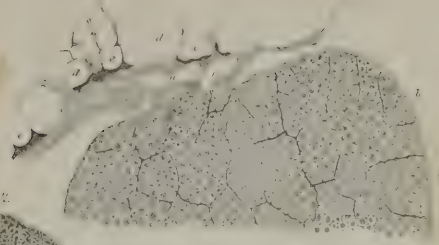


Fig. 2.

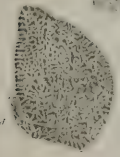


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

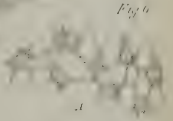


Fig. 6.

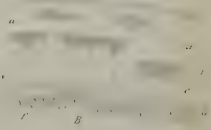


Fig. 7.

# Die Gaumenfalten des Menschen.

Von

**C. Gegenbaur.**

Mit Tafel XXX und einem Holzschnitt.

Die Beschaffenheit der Schleimhaut des harten Gaumens, der sogenannten »Membrana pulposa« der älteren Anatomie, ist sehr verschiedenartig dargestellt worden, doch kommt die Mehrzahl derer, welche der gröberen Verhältnisse jenes Theiles specielle Erwähnung thun, darin überein, dass man hier nicht einfach einer glatten Fläche, sondern der Bildung von Falten oder Runzeln begegnet.

Winslow[1] thut solcher Falten im Gaumengewölbe Erwähnung. Eine figürliche Darstellung derselben gibt gelegentlich Santorini[2]. Er lässt drei Falten gebogen über den Gaumen verlaufen, continuirlich von einer Hälfte auf die andere, und beschreibt sie als »Rugae pone dentes incisores, transversae arcuatae.« Von Neueren führt Sappey nur kurz jenes Verhalten an. Etwas genauer ist es bei Quain-Sharpey[3] angegeben, und als eine Runzelung am vorderen Abschnitt des Gaumens bezeichnet. Henle[4] sagt: »dicht hinter den Zähnen verlaufen einige dem Kieferrande parallele Wülste oder Falten. Sie sind in der Mittellinie unterbrochen durch einen flachen Hügel von birnförmiger Gestalt, welcher schmal zwischen den mittleren Schneidezähnen beginnt, und sich alsbald hinter denselben kreisförmig ausbreitet.« Bei Cruveilhier[5] finden sich noch bestimmtere Angaben und ebenso bei Luschka[6]. Bei diesen beiden Autoren werden die Falten mit

[1] Expositio anatom. 1753. T. IV, p. 227.
[2] Septendecim tabulae. Parmae 1775. Tab. VII.
[3] Elements of anatomy. 8. Ed. II. p. 333.
[4] Handb. d. Anat. d. Menschen II. p. 79.
[5] Traité d'Anat. description. 4. Ed. II. p. 27.
[6] Anat. d. Menschen. III. 2. p. 320.

den ähnlichen Bildungen bei Säugethieren in Verbindung gebracht. Der letztgenannte Autor scheint sie als regelmässige Vorkommnisse zu betrachten und gibt ihre Zahl auf 5—7 an.

Ist schon aus diesen von mir auf eine geringe Zahl von Autoren beschränkten Angaben zu ersehen, dass es sich hier um sehr wenig übereinstimmende Verhältnisse, um ein Schwanken des Befundes, handeln muss, so tritt das noch mehr hervor, wenn wir bei anderen Autoren jene Falten gar nicht erwähnt, oder bei Beschreibung der Gaumenschleimhaut ausdrücklich deren glatte Beschaffenheit bemerkt finden. Ein so variables Verhalten könnte auf geringe functionelle Bedeutung schliessen lassen und daraus möchte dann wieder eine gewisse Ueberflüssigkeit der näheren Kenntniss dieser Dinge hervorgehen. Die Anatomie hat aber über noch unscheinbarere Einrichtungen von nicht höhererem physiologischen Werthe Rechenschaft abzulegen, und man kann nicht sagen, dass die Forschung Zeit und Mühe an solchen gespart hätte, selbst wenn das Ergebniss zu jenem Aufwand in minder günstigem Verhältniss stand. Solches ist mir freilich nicht massgebend gewesen, vielmehr glaube ich an dem bezeichneten Gegenstande schon dadurch einiges Interesse erwecken zu können, dass die nähere Prüfung feststellen wird, wie es sich mit den bisher darüber gemachten Angaben verhält, und wie jene Bildungen sich zu ähnlichen bei den Säugethieren allgemein verbreitet vorkommenden verhalten, mit denen sie, wie angeführt, bereits verglichen worden sind.

Ein längere Zeit hindurch der Beschaffenheit des Gaumens zugewendetes Augenmerk hatte mich gelehrt, dass beiderlei Angaben, sowohl die über das Vorkommen, als jene bezüglich des Fehlens der Falten begründet seien, insofern sie nicht in exclusiver Weise sich aussprachen. Bald konnte auch festgestellt werden, dass bei jüngeren Individuen das Vorkommen ein häufiges, ja für die Kinder- und Jugendjahre ein ausnahmsloses war. Damit war zu einer Prüfung der fötalen Befunde aufgefordert. Bei Embryonen von 1,2 cm—4,5 cm Scheitel-Steisslänge bot der harte Gaumen einen völlig glatten Befund. Etwas ältere dagegen lassen schon ein Verhalten erkennen, welches zu dem sogleich näher zu beschreibenden einen engen Anschluss bietet. Zu dieser Darstellung wähle ich den Gaumen eines 5,5 cm langen Embryo, zugleich auf Fig. 1 verweisend, die eine vergrösserte Abbildung davon gibt. An den Gaumentheilen dieses Embryo sehen wir die Fläche nach den Seiten sanft vorgewölbt. Die Contour dieser Fläche ist hufeisenförmig. Die Wölbung des Randes, die ich

als Gaumenwall bezeichne, fällt nach innen sanft ab und trifft hier mit einer leichten Erhebung zusammen, einem dachförmigen Vorsprung ähnlich, dessen mediane Firste die Raphe palatina (*r*) bildet. Der harte Gaumen ist somit nichts weniger als plan. Nach hinten setzt er sich in den noch in derselben Ebene gelegenen weichen Gaumen fort, auf welchem die Raphe als eine leichte Kante ausläuft. Die hintere Grenze des weichen Gaumens bildet eine, mehrfache Vorsprünge besitzende Bogenlinie[1]). Zwei durch einen medianen tiefern Einschnitt getrennte Vorsprünge stellen die noch gespaltene Uvula (*u*) vor. In der Umgebung des harten Gaumens zieht eine ziemlich tiefe Furche, welche den Gaumenwall von den benachbarten Weichtheilen (Wangen und Oberlippe) scheidet. Vorn gegen die Medianlinie verbreitert sich die Furche, und nimmt einen Vorsprung auf, der vom Gaumen her, und zwar unmittelbar in der Fortsetzung der Raphe hervortritt. Es ist die Papille incisiva (*p*). Nach hinten zu, da wo der harte Gaumen sich verschmälert, wird jene Furche gleichfalls breiter, und hier springt ein länglicher, vorn zugespitzt in die Furche eingesenkter Wulst hervor, den ich als Alveolarwall bezeichne, weil in ihm der Alveolartheil der Oberkiefer entsteht. Nach hinten ist derselbe nicht scharf abgegrenzt.

An der gesammten Gaumenfläche ist der vom Gaumenwall her nach hinten und median sich einsenkende Theil von dem in der Mitte und hinten etwas vorspringenden durch sein Relief zu unterscheiden. Denn während der letztere, innere Theil — abgesehen von der Raphe — platt ist, und nur ganz feine und unregelmässige, auf den weichen Gaumen auslaufende Längsfältchen trägt, ist der vordere und seitliche Theil des harten Gaumens durch stärkere Erhebungen, Leistchen, ausgezeichnet. Sie stehen regelmässig auf jeder Hälfte in ziemlich symmetrischer Anordnung, zu 5—7 durch glatte Intervallen getrennt, und parallel zu einander gerichtet. Jedes beginnt auf der Erhebung des Gaumenwalles, verläuft gerade, oder sanft gekrümmt medianwärts, und endet hier, und zwar die vorderen 2—3, dicht an der Raphe, die hinteren 2—3 dagegen an der Grenze der Einsenkung, welche der Gaumenwall gegen die innere Erhebung des Gaumens zu bildet vergl. Fig. 1). Ihr mediales Ende liegt daher von der Raphe entfernt. Ich habe die Zahl dieser Leisten oder Falten zwischen 5—7 schwankend angegeben, weil ich in einem

[1]) Von Dursy ist der Abgrenzungsrand des weichen Gaumens für frühere Stadien gleichmässig dargestellt, den einzigen Vorsprung daran bildet je eine Uvula-Hälfte.

zweiten Falle einerseits sechs, andrerseits sieben derselben vorfand. Die siebente war kurz, und störte die Symmetrie deshalb wenig, weil sie mit den zwei vorhergehenden denselben Raum einnahm, den auf der andern Hälfte nur zwei Leisten inne hatten. In einem dritten Falle bestanden bei einem wenig grössern Embryo jederseits nur 5. Die Leisten erscheinen von gleicher Breite und Höhe, und lassen keine secundären Erhebungen erkennen. An ihrer Bildung hat eine epitheliale Wucherung den grössten Antheil. Bei älteren Embryonen sind manche Veränderungen eingetreten. Die Gaumenfläche selbst bietet bei einem 7,3 cm grossen Embryo bezüglich ihrer mittleren Vertiefung und des daselbst befindlichen, die Raphe palatina tragenden Vorsprungs, ganz ähnliche Verhältnisse wie vorher dar, und zeigt namentlich den faltentragenden Theil von dem medianen, hinteren ziemlich scharf abgegrenzt. Beide faltentragende Hälften des Gaumens sind median durch eine Vertiefung geschieden, in welche die vom weichen Gaumen herkommende Raphe ausläuft (vergl. Fig. 2). Am weichen Gaumen sind die Unregelmässigkeiten seines freien Randes geschwunden, und nur die relativ sehr breite Uvula (*a*) bildet einen Vorsprung, an welchem die ursprüngliche Duplicität noch sehr deutlich bemerkbar ist. Im Umkreise des harten Gaumens ist hinten und seitlich der Alveolarwall wie in den früheren Stadien bemerkbar, er läuft aber nicht in die dort vorhandene Furche aus, sondern setzt sich verschmälert, den Wall des Gaumens umziehend, nach vorn in eine nicht minder beträchtliche Erhebung (*b*) fort, welche vor der Papilla incisiva endet. Dieser vordere Theil des Alveolarwalles ist sowohl dicker wie höher als der mittlere Theil, und zeigt einige durch Einschnitte von einander getrennte stärkere Wölbungen. Wo er von beiden Seiten her zusammentrifft, legt sich die Papilla incisiva gegen ihn, und wird zugleich durch ihn vom Lippenwulste getrennt, an den sie in früheren Stadien grenzte.

Die Gaumenfalten verhalten sich bezüglich der allgemeinen Anordnung noch den frühern Stadien gleich. Sie sind etwas breiter geworden und ihr hinterer Rand ist schärfer erhoben als er es vorher war. An einzelnen Stellen sind daselbst leichte Crenelirungen bemerkbar. Auch am vorderen Rande besteht an manchen Stellen ein Vorsprung. Die Richtung der Falten ist nicht mehr so gleichmässig wie früher. In dem abgebildeten Falle ist die Zahl der Falten beiderseits ungleich, indem die zweite rechterseits mit einer kürzeren dritten verbunden ist, welcher noch drei selbständige Falten

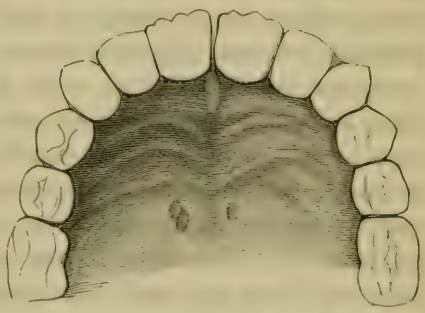
folgen. Bei älteren Embryonen sind die für das oben beschriebene Stadium gegen das frühere hervorgetretenen Eigenthümlichkeiten noch deutlicher geworden. Am Gaumen tritt die Scheidung der beiden seitlichen, die Falten tragenden Theile, von dem medianen weiter zurück, und bei Embryonen von 14 cm Länge ist jener Unterschied verschwunden. Auch die Wulstung der Ränder des Gaumens, die ich oben als »Gaumenwall« aufführte, ist minder prägnant, schon bei einer Länge des Embryo von 10—12 cm im Verschwinden begriffen. Dagegen treten an den Falten stärkere Vorsprünge auf. Sie bilden zahlreiche nach hinten gerichtete Papillen, die den freien Rand reich gekerbt erscheinen lassen. Auch hiebei sind Verdickungen der Epithelschicht bedeutend betheiligt. Die vordere Grenze wird an mancher Falte durch eine Vertiefung vorgestellt, so dass es den Anschein gewinnt als ob aus einer solchen die Falte sich erhebe. Von den Falten sind auch jetzt meist noch fünf, zuweilen sechs unterscheidbar (seltner kommt noch eine siebente vor), aber die Regelmässigkeit der Anordnung ist gemindert worden, um allmälig verloren zu gehen. Besonders die beiden letzten Falten zeigen zuweilen eine Auflösung in zwei oder drei Stücke, die sich kaum berühren, oder ganz von einander getrennt sind. Zuweilen erscheinen sie auch hinter einander geschoben, so dass man ein Auftreten neuer Falten annehmen möchte. Grössere Unregelmässigkeiten gehen aus dem Zusammentritte, sei es jener Faltenstücke, sei es der primitiven Falten hervor, und daraus entstehen ramificirte Gebilde sehr mannigfaltiger Art. Indem die Falten in diesem Stadium bei Embryonen von 10—16 cm eine bedeutende Ausbildung erfahren haben, indess die Intervallen der Schleimhaut sich minder vergrösserten, so erscheinen die Falten dichter zusammengedrängt als vorher. Auch die hinteren sind median einander näher gerückt. Dadurch setzt sich die vordere Strecke der Schleimhaut des harten Gaumens sehr auffällig von der hintern, im Grossen glatten Strecke ab, an welcher nur feine sagittale Fältchen sichtbar sind. An der Grenze gegen den quergefalteten Theil liegen einzelne vorn scharf umrandete Grübchen. Der Alveolarwall ist in diesen Stadien gleichfalls verändert worden. Die den hintern Abschnitt überziehende Schleimhaut scheidet sich durch eine Vertiefung von jener der seitlichen und vorderen. Den hinteren Abschnitt seitlich umfassend und dessen vorderes Ende sogar bedeckend erhebt sich der Alveolarwall allmälig über den Gaumenrand, und läuft in eine gekerbte Kante aus, welche nach dem Gaumen umgeschlagen erscheint und hier mit mancherlei seich-

teren oder tieferen Einschnitten versehen ist. Die dadurch gebildeten Vorsprünge besitzen zuweilen Blättchenform, oder sind wie Fimbrien gestaltet.

Bis zur Geburt hin erleiden diese Befunde wieder Modificationen, die ich in Folgendem zusammenfasse: Von den Gaumenfalten verschwinden die hintersten, oder es erhalten sich von ihnen nur kleine Strecken, die man dann als Papillargruppen wahrnimmt. Seltener bleiben sie vollständig bestehen. Die bleibenden Falten zeigen sich, was Form und Ausdehnung angeht, ausserordentlich variabel. Stets sind sie vorhanden, und zwar überaus reich entfaltet, allein bezüglich des Einzelnen walten bei verschiedenen Individuen die grössten Differenzen. So erscheinen manche der Falten als mit Zotten besetzte Lamellen, oder sie sind blattförmig gebildet, als kurze von ausgeschnittenem Rande umzogene Erhebungen. Am Alveolarwall eingetretene Veränderungen bestehen einmal darin, dass die Abgrenzung des hintern Theiles wieder im Verschwinden begriffen ist. Die Furche, welche diesen Theil vorn nur lateral abgegrenzt hatte, ist auf den medialen Abschnitt dieser Strecke verlegt, und lateral hängt der hintere Theil des Alveolarwalles mit dem vorderen ohne Grenzmarke zusammen. Das scheint durch vorwiegend laterales Wachsthum jener Strecke entstanden zu sein, wozu noch eine Volumszunahme in die Länge kommt, denn die Andeutung der Grenze mittels einer Vertiefung, die sich gegen die Oberfläche jenes hinteren Abschnittes hinzieht, liegt weiter nach vorn zu als vorher der tiefe Einschnitt sich fand, der jenen hinteren Theil des Alveolarwalles abgrenzte. Am vorderen Abschnitte des Alveolarwalles sind die Fortsatzbildungen zurückgetreten. Die fimbrienähnlichen Anhänge, welche nach innen eingeschlagen erschienen waren, sind auf unbedeutende Vorsprünge reducirt, die allmälig ganz nach dem inneren Rande des Alveolarwalles gerückt sind (Fig. 5). Einzelne bieten selbst beim Neugeborenen noch eine Spur ihres früheren Verhaltens, indem sie vom Rande des Gaumenwalles sich abheben lassen. An diesen Gebilden hat sich also eine bedeutende Lageveränderung geltend gemacht, während sie anfänglich die nach dem Gaumen zu umgeschlagene freie Kante des Alveolarwalles bildeten, sind sie jetzt an dessen inneren Basalrand gerückt. Diese Veränderung lässt die Volumszunahme des Alveolarwalles auch hier an der äusseren Circumferenz erfolgt erscheinen, und dies stimmt mit dem für den hintern Theil des Alveolarwalles Angegebenen überein. Der gesammte Alveolarwall vergrössert sich also nicht unter gleichmässiger Volums-

zunahme, sondern sein anfänglich freier Rand rückt allmälig an die Innenseite und von da gegen die Basis zum Gaumen hin. An dem vorwärts gerichteten Rande des Alveolarwalles kommen bei Neugeborenen vergl. Fig. 4 mancherlei Einkerbungen und dergl. vor, die jedoch mit den zuerst erwähnten keinen Zusammenhang haben. Mit dem Schwinden der letzten Spur ihrer primitiven Crenelirung wird die als Furche sich darstellende Grenze zwischen Gaumen und Alveolarwall undeutlicher, und beiderlei Gebilde fliessen am Mundhöhlendache allmälig zusammen. Dies tritt jedoch erst nach der Geburt ein, und scheint sich mit der Ausbildung der Milchzahnanlagen und dem Durchbruch der Milchzähne zu verknüpfen.

Die Gaumenfaltung hat durch Reduction der hintersten Falten eine Rückbildung erfahren, aber die Ausbildung der vorderen kann dafür als Compensation gelten, so dass am Gaumen der Neugeborenen noch eine sehr bemerkenswerthe »Faltung« besteht. Diese erhält sich, nur wenig abgeschwächt, durch das ganze Kindesalter, wie ich mich durch Untersuchung zahlreicher lebender Individuen überzeugt habe. Die Variation in der Gestalt und Ausprägung der einzelnen Falten ist zum mindesten ebenso bedeutend als in der letzten Embryonalperiode. Im Alter der Reife werden die Falten minder scharf abgegrenzt und noch unregelmässiger getroffen. Sie haben die Crenelirung und somit die Schärfe ihrer Umrandung verloren, und erscheinen dann nur durch ihre Erhebung von der benachbarten Schleimhaut different. Der nebenstehende Holzschnitt gibt den Befund dieser Falten von einem 25jährigen Manne, zur Darstellung eines der häufigeren Befunde beim Erwachsenen. Auch scheint in einzelnen Fällen eine bedeutende Reduction Platz zu greifen, jedenfalls mit den späteren Jahren, und darauf müssen die Angaben bezogen werden, welchen zufolge die Gaumenschleimhaut des Menschen keine Falten besitzt. Für das Verschwinden der Faltung einen bestimmten Termin nachzuweisen war unausführbar, denn selbst im höheren Alter kommen hin und wieder noch unverkennbare Reste vor. Die ganze Einrichtung bietet folgende Verhältnisse dar: Während der Embryonalperiode, nach dem völligen Schlusse des Gaumens, erhebt sich die



Schleimhaut des harten Gaumens in 5—7 Querleisten, die eine Zeit lang mit dem Wachsthum des Körpers zunehmen. Sie bieten eine regelmässige Anordnung, halten gleiche Abstände von einander. Gegen das Ende des Fötallebens wird die Anordnung unregelmässig. Einige hintere Falten verschwinden, die vorderen erscheinen unter bedeutender Volumszunahme gegen den vorderen Theil des harten Gaumens zusammengedrängt. So bestehen sie auch beim Neugebornen und durch das Kindesalter. Später tritt eine sehr langsame Rückbildung ein, die bis zur Herstellung einer völlig glatten Gaumenfläche führen kann.

Die Ausbildung dieser Falten bezüglich ihrer Anzahl und Disposition trifft in eine Zeit, da von einer besonderen Function noch keine Rede sein kann. Die Volumsentfaltung des grösseren Theils dagegen vermag auf eine bestimmte Verrichtung bezogen werden, nämlich auf das Saugen, wobei die Einrichtung zum Festhalten der Brustwarze dienen kann. Ist Letzteres richtig, so bleibt das lange Fortbestehen dieser Gebilde höchst auffällig, denn es kann dasselbe aus ihrem functionellen Werthe kaum mehr verstanden werden. Ein anderes Bedenken gegen die ausschliessliche Beziehung der Falten auf jenen Dienst entspringt aus der Vollzähligkeit der Falten während früherer Stadien, in denen an eine besondere Verrichtung noch nicht zu denken ist. Endlich wird noch ein Grund gegen jene Auffassung durch das Vorkommen und Fortbestehen der Falten bei Säugethieren erhoben. Sie sind hier in fast allen Abtheilungen bekannt, — nur von den Cetaceen ist es mir fraglich — und treten als parallele meist halbmondförmige Erhebungen auf, die in einzelnen Abtheilungen charakteristische Befunde darbieten. Für die Chiroptern haben sie sogar systematische Verwerthung gefunden (Kolenati). Genau sind sie bei Chiromys von Owen beschrieben. Bei den Quadrumanen sind sie nicht blos in den niederen Abtheilungen vorhanden, denn ich finde sie auch bei einem jungen Orang sehr entwickelt (vergl. Fig. 6). Wenn daher Owen[1]) sagt: »in the higher Quadrumana the palate is smooth or unridged as in men«, so wird dieser Satz in seinen beiden Theilen bedeutend zu modificiren sein.

Die physiologische Bedeutung der Gaumenfalten wird bei den

[1]) Anatomy of the Vertebrates III. p. 396. — Wie sich die übrigen anthropoiden Affen verhalten ist mir unbekannt. Das untersuchte Exemplar von S. satyrus, welches dem Heidelberger anatom. Institute auch zu andern Untersuchungen gedient hat, verdanke ich der Liberalität des Herrn Westermann, des hochverdienten Directors des zoologischen Gartens zu Amsterdam.

Säugethieren in einer Theilnahme an der Bewältigung der Nahrungsstoffe zu suchen sein[1]), so dass sie, wenn auch schon bei Embryonen bestehend, doch während des späteren Lebens ihre Hauptrolle spielen. Durch das im Allgemeinen verbreitete Vorkommen bei den Säugethieren gewinnen die Falten auch beim Menschen eine grössere Bedeutung und von dieser Seite lassen sich für ihre Beurtheilung Anhaltepunkte gewinnen. Dabei sind zwei Verhältnisse in Betracht zu nehmen. Erstlich die Beziehungen in der Anordnung der Gaumenfalten des Menschen zu jener der Säugethiere, und zweitens die Rückbildung, die sie beim Menschen wahrnehmen lassen.

Bei der Vergleichung dieser Einrichtungen wird beim Menschen das frühere Stadium den Ausgangspunkt zu bilden haben: jenes, in welchem die Falten nicht blos Regelmässigkeit der Anordnung besitzen, sondern auch in grösserer Zahl als später vorhanden sind. Wenn wir, von den entfernter stehenden Säugethierordnungen absehend, nur die Quadrumanen herbeiziehen, so ist bei diesen die Anordnung der Falten zwar eine ähnliche, und im bogenförmigen Verlaufe der Falten besteht sogar eine grosse Uebereinstimmung mit dem Zustande, der sich beim erwachsenen Menschen findet. Dabei bestehen aber doch sehr beachtenswerthe Verschiedenheiten. Beim Menschen sehen wir die hinteren in der Medianlinie weit von einander abstehend, bei den Affen sind auch die hinteren bis zur Medianlinie gerückt, und können hier sogar sich vereinigen (Orang). Ob die Differenz nur auf einer Verschiedenheit der Altersstufe der verglichenen Objecte beruht, kann nicht von mir festgestellt werden, da es dazu der Embryonen von Affen bedürfte. Grösser sind die Unterschiede der Zahl. Ausser dem Orang habe ich Cercopithecus (Fig. 7) und Inuus, dann Ateles (Fig. 8) und Cebus untersucht, und finde bei allen mindestens 10 Falten vorhanden. Der ganze harte Gaumen wird hier von diesen Bildungen eingenommen, während beim Menschen die hintere Strecke frei bleibt. Beim Orang ist zwar gleichfalls eine Minderzahl von Falten (sieben) vorhanden, allein diese erstrecken sich ebenfalls auf die Molarregion, und vor diesen, denen anderer Affen ähnlichen Falten ist jederseits noch eine Faltenmodification vorhanden

[1]) Dieses dürfte sowohl aus ihrem gröberen Verhalten wie aus ihrem feineren Baue hervorgehen, und in der Bildung nach hinten zu gerichteter Fortsätze, die zuweilen stachelartig erscheinen, sowie in der ansehnlichen Verwendung festerer Plattenepithelschichten seinen Ausdruck finden. So namentlich bei Wiederkäuern. Auch bei Carnivoren und Nagern sind die Gaumenfalten sehr bedeutend entwickelt.

(vergl. Fig. 6), die wohl ebenfalls von 2—3 einzelnen Falten abgeleitet werden kann. Daher ist für den Orang keine bemerkenswerthe Ausnahme zu statuiren, und es muss das Verhalten bei letzterem mehr jenem der übrigen Affen als dem beim Menschen ähnlich gelten.

Vielleicht noch mehr als die geringere Anzahl erscheint die Rückbildung eines Theiles der Falten als eine Eigenthümlichkeit des menschlichen Gaumens, die schon frühzeitig Platz greift. Ist die Ausbildung einer Einrichtung an eine bestimmte Leistung für den Organismus geknüpft, so muss für die Gaumenfalten der Säugethiere eine Function bestehen, die beim Menschen zurücktrat, oder keinen Werth mehr besitzt. Die mächtige Entwicklung der Falten in späteren Lebensstadien der Säugethiere lehrt, dass sie nicht blos während der Säugeperiode dienen, dass es somit auch nicht ganz correct wäre, sie beim Menschen ausschliesslich in dieser Beziehung aufzufassen. Für das gemeinsame Vorkommen wird auch eine ursprüngliche Uebereinstimmung der Function anzunehmen sein. Für jetzt ist diese nicht sicher bestimmbar. Sie dürfte es vielleicht werden, wenn über die bezüglichen Verhältnisse auch nach der ethnographischen Seite hin eine Erweiterung unserer Kenntnisse gewonnen sein wird. Auch bezüglich der anthropoiden Affen wäre nicht unwichtig zu erfahren, ob in späteren Altersperioden eine Reduction der Gaumenfalten eintritt, oder ob sie sich den übrigen Säugethieren ähnlich verhalten. Bis dahin mag das Ergebniss unserer Darstellung genügen, dass die Gaumenfalten des Menschen eine von ihrem späteren Zustande verschiedene Anlage besitzen, in welcher sie mit den unter den Säugethieren verbreiteten Zuständen grössere Aehnlichkeit besitzen als später, da ihnen eine mehr oder minder vollständige Rückbildung beschieden ist. Das erst so spät eintretende Schwinden der Falten, für welches kein physiologischer Grund zu erheben ist, gibt zu erkennen, dass sie dem Organismus inhärente Bildungen vorstellen, in denen der morphologische Werth den physiologischen überwiegt, indem sich in ihnen nur phylogenetische Beziehungen aussprechen.

Heidelberg, den 20. April 1878.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXX.

Fig. 1. Gaumen eines menschlichen Embryo von 5,5 cm Kopfsteisslänge, vergrössert. *pm* weicher Gaumen, *u* Uvula, *r* Raphe.

Fig. 2. Gaumen eines menschlichen Embryo von 7,3 cm Kopfsteisslänge, vergrössert. *pm*, *u*, *r*, wie in voriger Figur.

Fig. 3. Harter Gaumen eines menschlichen Embryo von 16 cm, $3^1/_2$ mal vergrössert.

Fig. 4. Harter Gaumen eines neugeborenen Kindes, $1^1/_2$ mal vergr.

Fig. 5. Harter Gaumen eines andern neugeborenen Kindes, $1^1/_2$ mal vergr.

Fig. 6. Harter Gaumen eines jungen Orang, natürliche Grösse. $i^1$, $i^2$ Milchschneidezähne, *c* Caninus, $m^1$ $m^2$, Milchbackzähne, $M^1$ erster bleibender Molarzahn.

Fig. 7. Harter Gaumen eines Cercopithecus, nat. Gr.

Fig. 8. Harter Gaumen eines Ateles, nat. Gr.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

*p* Papilla incisiva.

*a* Hinterer Theil des Kieferwalles.

*bb'* Vorderer Theil desselben.

*s* Furche zwischen beiden.

# Ueber den weiblichen Geschlechtsapparat des Echinorhynchus Gigas Rud.

Ein Beitrag zur Anatomie der Acanthocephalen.

Von

**Dr. Angelo Andres.**

Mit Tafel XXXI.

Brevis esse laboro . . . . .
Horat.

Die folgenden Untersuchungen wurden im zoologischen Institut der Universität Leipzig während des Wintersemesters 1875—76 angestellt. Es gereicht mir zu grosser Genugthuung dem Herrn Geheimrathe Professor Rudolph Leuckart die dankbaren Gefühle eines Schülers auszudrücken.

Der weibliche Geschlechtsapparat des Riesenkratzers besteht, wie bei den anderen Acanthocephalen, aus einem vom Grunde des Receptaculum proboscidis abgehenden und in der Körperachse nach hinten zu verlaufenden Ligamentum suspensorium (Fig. 1, 2, 3 *L*), welches mit seinem letzten Theile sich zu Uterusglocke (Fig. 1, 2, 3 *T*), Uterus (Fig. 1, 2, 3 *U*) und Scheide (Fig. 1, 2, 3 *V*) differenzirt. Diese einzelnen Strecken bieten folgenden feineren Bau:

Ligamentum suspensorium (Fig. 1, 2, 3 *L*). — Dieses Ligamentum, welches dem Anschein nach vom Grunde der Rüsselscheide seinen Ursprung nimmt, in der That aber nur aus den fortgesetzten Fasern des in der Rüsselscheide enthaltenen Retractor proboscidis besteht, tritt in Gestalt eines mittleren Blattes auf, das sich mit seinen seitlichen Rändern mit den ebenfalls seitlichen Rändern zweier anderen (resp. dorsal und ventral gelegenen) Blätter verbindet, so dass zwei longitudinale mit einer gemeinschaftlichen Wand ausgestatteten Säcke entstehen. Dieser Anschauung nach ist

es klar, dass das mittlere oder gemeinschaftliche Blatt mit dem von R. Greff[1] bei E. polymorphus beschriebenen Ovarium übereinstimmt, ebenso wie die zwei anderen Blätter den zwei Ligamenten desselben Verfassers entsprechen. Die so gebildeten Säcke nehmen die ganze Körperhöhle, bis auf zwei enge, seitliche dreieckig-prismatische Räume ein, welche in Correspondenz der Lateralcanäle verlaufen und vorn die Lemnisci, hinten die scheibenförmigen Anhänge der Glocke enthalten. Sie sind überall an jenen zwei Räumen ausgenommen in Berührung mit der Körperwand und von der muskulösen Schicht derselben nur durch das dünne »Neurosarcolemm« Schneider's[2]) getrennt. Der Dorsalsack ist (Fig. 1, 2, 3 *Sd*) Differenzirungen eingegangen und, zum Auswurfs- und Begattungsapparat geworden, öffnet er sich nach aussen, während der ventrale (Fig. 1, 2, 3 *Sv*) unverändert bleibt und blind endigt. Beide Säcke communiciren durch zwei regelmässige Oeffnungen mit einander. Eine davon ist vorn unmittelbar nach dem Abgang des Ligamentum von der Rüsselscheide gelegen: sie erscheint als ein grosser, doch wegen der Dünne der Wände des Ligaments und der störenden Anwesenheit der in dieser Stelle fast zusammengewundenen Lemnisci schwer auffindbarer, nach der Longitudinalachse des Körpers gerichteter Schlitz, welcher von zwei seitlichen, die Verbindungsfortsätze des mittleren Blattes darstellenden, saumförmigen Rändern umgeben ist. Die zweite Oeffnung (Fig. 4 *Cv*) liegt hinten in Correspondenz der Glocke und wird weiter unten näher beschrieben.

Die zwei resp. ventral und dorsal gelegenen Säcke sind vorn am Ursprungspunkt untereinander und mit den vorhin erwähnten Verbindungsfortsätzen des mittleren Blattes zu einem einzigen, faserigen Bündel verschmolzen. Hinten dagegen bleiben sie discret und für sich bestehen um sich theils zur Wand der Glocke zu gestalten, theils blind zur Seite des letzten Ringes der Scheide zu endigen.

Auf dem ganzen Verlauf sind zwischen den Säcken und der Körperwand keine Verbindungsfäden oder Frenula anwesend: einige finden sich in unregelmässiger Weise zwischen Eibehälter und Ventralsack ausgespannt; und ein Verbindungsfaden kommt beständig zwischen dem blinden Grund dieser letzteren und dem hinteren Vaginalringe vor.

Die dünne Membran des Ligamentes ist vollständig structurlos:

---

[1]) Troschel's Archiv für Naturgesch. 1864, I. Bd.

[2]) Müller's Archiv, 1868. pag. 584.

vergebens suchte ich in derselben mittelst geeigneter Reagentien nach einem Faserverlauf, nach Zellenbegrenzung oder Nucleis. Merkwürdig sind die zwei seitlichen, röhrenartigen Linien, welche die optische Projection der Verbindungsstelle der drei Ligamentblätter verursacht. Die Dicke dieser Membran ist im Allgemeinen kaum wahrnehmbar; wird aber in der Nähe der hinteren Communicationsöffnung beträchtlicher. An dieser Stelle und genau an den Seiten dieser Oeffnung treten zwei Nuclei auf.

Uterusglocke (Fig. 1, 2, 3 *T*). Diese ist bei den Riesenkratzern ein längliches annähernd glockenförmiges Organ, welches nach dem Alter, dem Contractionszustande u. s. w. Verschiedenheiten darbietet, und durch zwei scheibenförmige, gestielte, an beiden Seiten des vorderen Randes angebrachte Polster (Fig. 1, 2, 3 *F*) oder Flocken, wie ich sie lieber nennen würde, gekennzeichnet ist. Der Rand der Glocke ist durch die hier bestehende beträchtliche Verdickung des Ligamentes sehr deutlich zu sehen, und nach vorn zu gerichtet. Die Glockenwand ist an der Bauchseite mit dem Ventralsack in directer Beziehung, hat aber an der Rückenseite keinen Zusammenhang. Drei unter einander und mit den Polstern in Communication stehende Canäle rufen auf derselben ein *T*förmiges Gebilde hervor: an beiden Seiten gestaltet sie sich innerlich zu zwei zelligen, mit ansehnlicher Protoplasmamasse, und deutlichem ein- oder vielkernigen Nucleus ausgestatteten Wülsten, — und äusserlich zu zwei etwas nach hinten gelegenen, einen vereinzelten Kern tragenden Taschen (Fig. 1, 2, 3 *B*).

Die scheibenförmigen Polster oder Flocken (Fig. 1, 2, 3 *F*) bestehen aus der bi- oder trichotomischen Verästelung einer am Stiele einzigen, an den ersten Aesten mit drei grossen Nucleis versehenen, und in Folge dessen als dreizellig aufzufassenden Masse (Fig. 6 *A*). Die letzten Verästelungen sind kurze dicke Cylinder (Fig. 6 *B*), welche im Inneren ein aus winzigen bald continuirlichen, bald unterbrochenen Fettstreifen oder Canälchen (?) zusammengesetztes Bündel sehen lassen; die Canälchen (?) münden als Reihe kleiner, stark das Licht brechender Körper gegen die Cylinderspitze auf einer querverlaufenden Linie aus. Oft ist nur diese Linie sichtbar, nicht mehr die Fettstreifen oder Canälchen (?); manchmal ist auch jene verschwunden und dann endigt die Cylinderspitze mit einer Art von feinen, divergirenden, leicht abreissbaren Haaren (Fig. 6, *C*). Streifen oder

[1]) Leuckart, Die menschl. Parasiten, II. Bd.

Canälchen zwischen der querlaufenden Linie und der Cylinderspitze sah ich durchaus niemals. Die vorhin erwähnten Canäle des *T*förmigen Gebildes (Fig. 1, 2, 3 *F'' F'''* sind hohl und communiciren unter einander: ihre Höhlung steht vorn in Fortsetzung mit den Verästelungen der Flocken (Fig. 2', *a F'*) und endigt hinten blind mit dem mittleren Stiel zwischen der dorsalen Glockenwand und den darin enthaltenen grossen Zellen (Fig. 4 *F'''*); dieses *T*förmige Gebilde erweckt die Idee eines Systems von Ausführgängen der Flocken: aber wo die letzte Mündung ist, vermag ich nicht zu sagen. Der mittlere Ast oder Stiel hat zuweilen einen Kern.

Die seitlichen Taschen (Fig. 1, 2, 3 *B*) besitzen bei Ech. Gigas eine sowohl relativ wie absolut beträchtliche Grösse. Ich glaube, dass sie mehr als ein momentanes Reservoir für die Eier, wie es für die anderen Echinorhynchen behauptet wird, eine besondere Einrichtung seien, um dieselben nach dem Uterusmund zu treiben. Jede Tasche besteht aus einer Zelle, deren Kern immer deutlich sichtbar ist.

Hinter den Taschen schnürt sich die Glocke zu einer Art Hals ein; — hier ist ihre ventrale Oeffnung (Fig. 3) zu sehen, welche in den ventralen Sack führt; sie ist kahnförmig, quergestellt und von dicken Rändern begrenzt, die, wie gesagt, an ihren Winkeln zwei deutliche Kerne zeigen.

Im Inneren der Glocke erhebt sich auf dem Grunde eine rundliche Masse, welche aus vier grossen, dicht aneinander stossenden, um die Longitudinalachse gruppirten, zelligen Wülsten besteht (Fig. 1, 2, 3, 4, *Gd, Gm*); diesen fast sich anschliessend und sich auf die hinteren Lippen der ventralen Oeffnung stützend befinden sich hier zwei andere, birnförmige Zellen (*Gv*). Von dieser Masse aus und mit allen sechs Zellen verbunden (aber nicht mit ihnen communicirend) geht ein doppelter, aus zwei Zellen gebildeter und fettige, dunkle Substanz enthaltender Strang (*Gs*) ab, welcher in der Glocke frei nach vorn zu verläuft und sich bald an das mittlere Blatt des Ligamentes anschliesst. Am Anschliessungspunkt schwillt er oft zu einer Blase auf. Die ventrale Zelle desselben ist immer dunkler als die dorsale.

Am Halse der Glocke sind noch vier zellige Wülste zu notiren. Zwei von diesen (Fig. 2, 3, 4 *Tw*) liegen an der Basis der erwähnten birnförmigen Zellen und in der Dicke der Uteruswand, zwei (Fig. 1, 2, 3 *Gl*) finden sich frei an den Seiten, unterhalb der Taschen.

Der Uterusmund (Fig. 2, Fig. 4, oder die Communicationsöffnung zwischen Glocke und Eibehälter findet sich in diesem Haufen von Zellen, und ist nicht, wie bei den übrigen Echinorhynchen ein einfacher, medianer gerade auslaufender Canal, sondern ein Yförmiger Gang, welcher sich in die Glocke mit zwei, in den Uterus mit einem einzigen Loche öffnet. Von den oben beschriebenen zehn Zellen, welche als fünf symmetrisch angeordnete Paare betrachtet werden können, umgeben fünf auf einer Seite eine der oberen Oeffnungen und die fünf übrigen die andere. Der untere Arm des *Y* setzt sich frei in der dorsalen Uteruswand fort und mündet nach kurzem Verlauf in den Uterus. Jede der beiden oberen Oeffnungen ist einer Tasche gegenüber gestellt.

Die Glockenwand (Fig. 6 *E*) besteht aus einer sehr dünnen äusseren Hülle, welcher eine zweite, gut entwickelte, ringfaserige folgt, und dieser eine dritte, bindegewebige, schwammige, die nach innen zu dichter wird, und eine vierte mit sparsamen Longitudinalfasern ausgestattete Membran bildet. Der histologische Bau der zelligen Wülste wird später besprochen.

Die verwickelte Organisation der Glocke des Riesenkratzers ist nicht leicht auf den bei den übrigen Acanthocephalen allgemein herrschenden Typus zurückführbar. Eigenthümlich sind die scheibenförmigen Quasten oder Flocken, der doppelte Strang und der Yförmige Verlauf des Uterusganges.

Uterus (Fig. 1, 2, 3 *U*). Der in dem vorderen Theil breite und etwas gebogene, keulenförmige Eibehälter bietet nichts Besonderes dar. Er hat eine äussere, dünne, structurlose Membran; eine zweite, ringfaserige, welche sich leicht in zwei Schichten scheidet und das eigenthümlich gewulstete Aussehen des Uterus verursacht; eine dritte, hyaline, bindegewebige Schicht von ansehnlicher, aber verschiedener Dicke, enthält sparsame Longitudinalfasern, welche nach dem Lumen zu häufiger vorkommen. In dieser dritten Hülle sind die drei der Uteruswand zukommenden Kerne ohne bestimmte Anordnung eingelagert.

Vagina (Fig. 1, 2, 3 *V*). Diesen Theil setzen drei deutliche Segmente zusammen, welchen sich vorn zwei zellige Wülste zugesellen. Das vordere (Fig. 1—4 *Sa*) und das mittlere (*Sm*) Segment sind stark, muskulös, sphincterartig; jedes besteht aus einer Zelle, deren Kern oft sichtbar ist und deren fibrillarer Theil eine ringförmige Röhre darstellt. Das hintere (*Sp*), wahrscheinlich als Begattungsapparat functionirende Segment ist eine granulirte mit

einem Kern versehene Masse, die derjenigen des Körperintegumentes ähnlich aber nicht mit derselben continuirlich (da eine directe, deutliche, von der benachbarten bindegewebigen Hülle abgehende Scheidewand zwischen beiden existirt) ist und sich nach vorn zwischen Lumen und Sphincteren schiebt, um in die hyaline Membran des Uterus sich fortzusetzen; von dem Lumen ist sie durch eine Schicht deutlicher vom Eibehälter her verlaufender Longitudinalfasern getrennt.

Die Structur der Scheide ist im Wesentlichen dieselbe wie die des Uterus: nur die Fasern der ringfaserigen Hülle verlaufen schräg von links nach rechts in dem ersten, von rechts nach links in dem zweiten Segment und zwischen dieser ringfaserigen und der hyalinen Membran haben sich die Sphincteren eingeschoben.

Dem dritten Segment entsprechend finden sich zwischen Scheide und Körperwand vier grosse Ganglienzellen, welche mit denjenigen von Henle [1] beim Ech. acus beschriebenen homolog sind.

Zellige Wülste. Ich habe oft diese Benennung gebraucht, zu welcher in der That das besondere Verhalten einiger zelligen Elemente bei Ech. Gigas leitet. Der mehr oder minder deutlichen auf Zellen beziehbaren Gebilde bestehen beim Riesenkratzer dreierlei:

α) einzelne, in den Geweben zerstreute Kerne finden sich 1) an der vorderen Wand der seitlichen Taschen: 2) an beiden Winkeln der ventralen Glockenöffnung; 3) in den scheibenförmigen Flocken; 4) am mittleren Ast des *T*förmigen Canals der dorsalen Glockenwand; 5) in der hyalinen Hülle des Uterus; 6) in den Segmenten der Scheide;

β) von Protoplasma umgebene und mit starker aber einfacher Hülle versehene Kerne bestehen: 1) als die vier Zellen der runden Masse des Glockengrundes; 2) die zwei birnförmigen Zellen; 3 die zwei Zellen des doppelten Stranges: 4) die zwei freien seitlichen Zellen des Glockenhalses;

γ) mit Protoplasma und einer noch weiter bindegewebig-muskulös differenzirten Umhüllung ausgestattete Kerne: 1) die seitlichen nach innen vorspringenden Wülste der Glockenwand: 2) die zwei Wülste der Uteruswand am Glockenhalse: 3) die zwei Wülste des ersten Segmentes der Scheide.

---

[1] Zeitschrift für wissensch. Zoologie IX. 1858 (Guido Wagener's helminth. Bemerkungen).

In Bezug auf die den Ech. Gigas betreffende Literatur, führe ich noch Folgendes an. Westrumb [1]) war der erste, welcher die Structur dieses Helminthen berücksichtigte und eine (allerdings ungenügende) Beschreibung mit Figur des weiblichen Geschlechtsapparates desselben gab. Nach ihm veröffentlichte Cloquet [2]) andere bildliche Darstellungen, welche später unverändert von van Lidth [3]) in seine Recueil aufgenommen wurden. In diesen ist zwar die vordere Communicationsöffnung der Säcke, aber kaum die Glocke, der Uterus und die Scheide gezeichnet. Schneider [4]), ein ausgezeichneter Beobachter, beschäftigte sich nicht mit den Genitalorganen. Leuckart [5]) endlich widmete diesem Gegenstand eine Beschreibung; da er aber keine Abbildung damit verband und manche Eigenthümlichkeiten unerwähnt liess, so habe ich dieses in vorliegender Arbeit unternommen.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXI.

Fig. 1. Darstellung eines Theiles des Ligamentes mit Glocke, Eibehälter und Scheide vom Rücken gesehen. Vergrös. $^{45}/_{1}$.

Fig. 2. Idem von der linken Seite. Vergr. $^{45}/_{1}$.

Fig. 2'. Querschnitte $\alpha$, $\beta$, $\gamma$, $\delta$, $\varepsilon$, $\zeta$, welche den mit den gleichen Buchstaben bezeichneten Linien in voriger Figur entsprechen. Vergr. $^{45}/_{1}$.

Fig. 3. Theil des Ligaments mit Glocke, Eibehälter und Scheide vom Bauche, die drei letzten Gebilde sind durch den durchsichtigen Ventralsack gesehen. Vergröss. $^{45}/_{1}$.

Fig. 4. Rechte Hälfte eines mittleren Sagittalschnittes durch den sechszelligen Körper, die Glockenöffnung und den Uteruscanal. Vergr.

Fig. 5. Rechte Hälfte eines mittleren Sagittalschnittes durch die Scheide. Vergr.

---

[1]) Aug. Henr. Ludov. Westrumb. De Helminthibus acanthocephalis, Hannoverae 1821.

[2]) Prof. Jules Cloquet. Anatomie des Vers intestinaux, Paris 1824.

[3]) van Lidth de Jeude. Recueil de figures des Vers intestinaux, Leide 1829.

[4]) A. Schneider. Ueber den Bau der Acanthoceph. Müller's Archiv 1868. Derselbe: Ueber die Entwickelung von Ech. Gigas. Sitzungsberichte der Oberhess. Gesellsch. 1871.

[5]) R. Leuckart. Die menschl. Parasiten, Leipzig 1876.

Wilh Engelmann.

Fig. 6. *A:* Einige Aeste der scheibenförmigen Flocken; Vergröss. $^{400}/_{1}$. — *B:* Letzte Verästelungen derselben; $^{630}/_{1}$. — *C:* Id .... (in anormalem Zustand? ... $^{630}/_{1}$. — *D:* Querschnitte der letzten Verästelungen; $^{630}/_{1}$. — *E:* Querschnitt der Glockenwand; $^{630}/_{1}$. — *F:* Zelliger Wulst der Glockenwand; $^{630}/_{1}$. —

Die Buchstaben bedeuten für alle Figuren dasselbe; nämlich:

*L* Ligament (Ligamentum suspensorium).
*Sd* Dorsalsack (Saccus dorsalis).
*Sv* Ventralsack (Saccus ventralis).
*T* Glocke (Tuba).
*F* Scheibenförmige Flocken (Flocci disciformes).
*F'* Anhänge derselben (?)
*F''* Anhänge derselben (?)
*Tet* Wülste der Glocke.
*Gf* Doppelter Strang (Glandulae filamenti).
*Gd* Dorsale Zellen am Glockengrunde (Glandulae dorsales).
*Gm* Mittlere - - - (Glandulae mediae).
*Gv* Ventrale - - - (Glandulae ventrales).
*Gl* Seitliche - , freies Paar am Glockenhalse (Glandulae laterales).
*B* Lateraltaschen der Glocke (Bursae tubae).
*Cv* Glockenöffnung (Canalis ventralis).
*Ctu* Uterusöffnung (Canalis tubae ad uterum).
*Ctus* - linker Ast (Canalis tubae ad uterum superior).
*Ctui* - mittlerer Ast (Canalis tubae ad uterum inferior).
*U* Eibehälter (Uterus).
*Teu* Wülste des Eibehälters.
*V* Scheide (Vagina).
*Tev* Wülste der Scheide.
*Sa* Segmentum vaginae anterius.
*Sm* - - medium.
*Sp* - - posterius.
*P* Körperwand (Paries corporis).

# Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fusse der Säugethiere.

Von

**Dr. Georg Ruge,**
Assistent an der anatomischen Anstalt zu Heidelberg.

Mit Tafel XXXII—XXXV Fig. 42—45.

Die folgenden Blätter sollten anfänglich nur die Fortsetzung einer früheren, in dieser Zeitschrift[1]) erschienenen, Arbeit darstellen. Die Ergebnisse über »die Entwicklungsvorgänge an der Muskulatur des menschlichen Fusses« wollte ich einer vergleichend-anatomischen Studie unterbreiten. Es stellten sich aber im Gange der Untersuchung sehr bald der Absicht, eine ebenso enge Begrenzung des Stoffes innerhalb der Säugethiere zu ziehen, wie es für den Menschen geschah, erhebliche Schwierigkeiten in den Weg. Dieselben beruhten darin, dass Muskeln und Nerven, welche beim Menschen auf dem Fussrücken Lage und Verbreitung finden, mit den am Unterschenkel befindlichen Elementen engen Zusammenhang verriethen. Auf diese musste daher bei den niederen Säugethieren nothwendig eingegangen werden, um überhaupt ein Verständniss für die menschlichen Zustände und diejenigen der höheren Mammalia zu erhalten.

Ich war bemüht, möglichst alle jene Abtheilungen der Säugethierklasse zu berücksichtigen, die sich im Gliedmaassenskelete dem Menschen näher anschliessen. Deshalb ward auf die Ungulaten nicht eingegangen. Da, wo ich keine eigenen Untersuchungen anstellte, wird auf die Angaben in der Literatur nur so weit Rücksicht genommen, als es dem Gange meiner Darstellung förderlich ist.

Eine Beurtheilung der gewonnenen Resultate ist sowohl am Schlusse

[1]) Supplement zu Bd. IV dieses Jahrbuches.

der Schilderung der Aplacentalia, als auch am Schlusse der Abhandlung gegeben.

Das reiche Material, das meinen Untersuchungen zu Grunde gelegt ist, verdanke ich der Güte des Herrn Geheimrath Gegenbaur. Für jenes sowohl als auch für die anderweitige freundliche Unterstützung bei meiner Arbeit spreche ich hier meinen aufrichtigsten Dank aus.

**Monotremata.** Ueber die Muskulatur der Monotremen liegen uns nur sehr wenige brauchbare Untersuchungen vor, und die neurologischen Verhältnisse sind bisher gänzlich vernachlässigt worden. Daher werden die vorliegenden Beobachtungen über Muskeln nur da von uns verwerthet werden können, wo ihre Controle gestattet war. Da ich nur über ein junges, circa 40 cm langes Exemplar von Ornithorhynchus paradoxus zu verfügen hatte, so beschränkt sich die folgende Beschreibung der Hauptsache nach auf dieses Thier. Die treffliche Monographie Meckel's [1] und die Darstellungen Cuvier's [2] hebe ich besonders hervor. Weniger brauchbar war mir die Arbeit Mivart's [3] über Echidna hystrix.

a) Muskulatur. Zur Peroneusgruppe gehören bei Ornithorhynchus drei Muskeln, der M. peroneus longus, der M. extensor brevis digitorum und der M. peroneus brevis. Ihr Ursprung von der Perone reiht sie zusammen. Der Peroneus brevis stellt nur einen Theil des Extensor brevis dar und ist nicht mit demjenigen Muskel zu identificiren, welchen Meckel als Peron. brev. beschreibt und abbildet. Dieser ist zu den Flexoren des Fusses zu rechnen. Bei Cuvier vermisse ich einen homologen Muskel ganz.

Peroneus longus Fig. 1 *pl*, Fig. 2 *b*). Ursprung zweiköpfig: a) von dem ganzen proximalen Rande des flachen, schaufelförmigen Fortsatzes der Fibula (Fig. 1 *a*, 2 *a*); von der Fascia cruris entspringen keine Fasern: b) schwache Bündel, getrennt vom Kopfe *a* durch den Nervus peroneus (*n p*), entspringen am hinteren Rande des Fibulafortsatzes und reichen herab auf das Ligam. intermusculare (zwischen den Peronei und den Beugern) (Fig. 2 *b*). Beide

[1] Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica autore Joh. Frederico Meckelio. Lipsiae 1826.

[2] Cuvier. Anat. comp., recueil de Planches de Myologie, dessinées par George Cuvier ou exécutées sous ses yeux par M. Laurillard publié sous les auspices de M. le Ministre de l'instruct. publique et sous la direction de MM. Laurillard et Mercier. Paris.

[3] On some points in the Anatomy of Echidna hystrix by st. George Mivart. The Transact. of the Linnean Society of London. Vol. XXV. P. 379.

Köpfe vereinigen sich im proximalen Drittel des Unterschenkels. Die Sehne verläuft über die vordere Fläche der distalen Fibulaepiphyse und den seitlich vorragenden Calcaneus zum lateralen Fussrande. Sie heftet sich sowohl an die laterale Fläche des Os cuboides und, wohl mit der Hälfte ihrer Fasern, an die Basis des Metatarsale V, als auch an die Plantarfläche der Basis des Metatarsale I fest. Im queren Verlaufe der Sehne durch die Planta pedis liegt dieselbe nicht frei in einer Scheide, sondern es lösen sich von ihr leichte membranartige Züge ab, welche, ähnlich wie auch MECKEL es angibt, sich zu den Keilbeinen begeben. Durch die Anheftung von Sehnenfasern an das Os cuboides und das Metatarsale V ist die Scheide des Peroneus longus am lateralen Fussrande in zwei Abtheilungen getheilt, von denen die eine in der Planta, die andere am Fussrande und Fussrücken gelegen ist.

Ein selbständiger Peroneus brevis fehlt, wie ich bereits erwähnte.

An beiden Extremitäten meines Exemplares ist der Extensor brevis digitorum comm. (Fig. 1, 2 *Edc*) in zwei, deutlich von einander getrennte Muskeln zerfallen, in einen oberflächlichen und einen tiefen. Beide entspringen von der Perone, der eine unmittelbar distal vom anderen, was wohl auch MECKEL veranlasste, dieselben als Einen Muskel zu beschreiben. Es ist jedoch nicht unwichtig, dass schon hier ein Zerfall des wohl sicher einmal einheitlichen Ext. brev. digit. vor sich gegangen ist.

Der Extensor brevis digiti quinti (*Ed V* Fig. 1, 2) schliesst sich mit seinen Ursprungsfasern dem Per. long. (*pl*) an und nimmt den proximalen Abschnitt der lateralen Fläche des schaufelförmigen Fortsatzes (*a*) ein. Der Muskel ist bedeckt vom Per. long. (Fig. 1 *pl*), seine Sehne verläuft über die Vorderfläche der distalen Epiphyse der Fibula zur Endphalange der fünften Zehe. In der Mitte des Metatarsale V jedoch wendet sich die Sehne mit einer lateralen Portion an die laterale Fläche der Basis der ersten Phalange und des Capitulum des Metatars. V (Fig. 1 *pbr*). Da auf beiden Extremitäten sich ein ganz gleiches Verhalten vorfand und ausserdem auch keine Andeutung eines Peroneus brevis vorhanden war, so halte ich die laterale Portion des Extensor brevis digiti V für das Homologon eines Peroneus brevis, der sich bei den übrigen Säugern selbständiger entwickelte.

Der Extensor brevis digit. I—IV (*Ebr* Fig. 1, 2), bedeckt vom vorigen, schliesst sich mit seinem Ursprunge an denjenigen des

vorigen an und erstreckt sich distal bis auf das zweite Viertel der äusseren Fibulakante. Als schwacher, doch einheitlicher Muskel, gelangt er an die mediale Seite des vorigen, seine Sehne auf die Vorderfläche der distalen Epiphyse der Fibula[1], wo sie sich in Bündel für die zweiten und dritten Phalangen der ersten bis vierten Zehe theilt.

Extensor digit. comm. long. (*El* Fig. 1, 2). Nach MECKEL entspringt dieser Muskel nur unterhalb der Basis des Köpfchens. Ein zweiter Kopf nimmt den medialen Theil der lateralen Fläche des schaufelförmigen Fortsatzes (*a*) (»Basis« MECKEL's) mit seinen Ursprungsfasern ein. An der Verbindungsstelle der Fibula mit der Tibia und dem Femur befindet sich der Hauptmuskelbauch. Die Endsehne verläuft mit den zwei folgenden Muskelsehnen vereint über die vordere Fläche der Tibia zum Fusse.

Der Extensor hallucis longus (*Ehl* Fig. 1, 2), unmittelbar medial vom vorigen gelegen, ist in seiner ganzen Ausdehnung von ihm getrennt. Ursprung: vordere mediale Kante der Schaufel (*a*), vom proximalen Rande an bis zur Gelenkverbindung der Tibia und des Femur mit der Fibula. Einige Fasern reichen auf den Körper der Fibula und der Membrana interossea distalwärts und entspringen gemeinsam mit denen des Ext. digit. comm. long. (Nach MECKEL entspringt dieser Muskel ausschliesslich an dem proximalen Theile der Fibula.) Die Endsehne verläuft mit derjenigen des Ext. digit. long. und Tibialis anticus über die Vorderfläche der Tibia zur ersten Zehe.

Tibialis anticus (*Ta* Fig. 1, 2). MECKEL's Angabe über den zweifachen Ursprung a) von der äusseren Fläche der Patella (*P*), dem Ligam. patellare und dem Condylus medialis Tibiae (*T*), b) von der proximalen äusseren Tibiafläche habe ich in Folgendem zu ergänzen. Erstens entspringen die Fasern auch von der medialen Kante der Schaufel, und zweitens gehen die Muskelfasern unmittelbar in diejenigen des Extensor cruris (*Ecr*) über und zeigen dadurch einen Zusammen-

[1] Wie schon MECKEL (Beiträge z. vergl. Anatomie Bd. I, H. I, p. 77, Leipzig 1808) die Form der Tibia als »überall rundlich und mit keiner Leiste versehen« bezeichnet und bei der Beschreibung der Fibula nichts erwähnt, was einem wohlentwickelten Mall. ext. der höheren Säugethiere entspräche, so ist es zweckmässig, hier nochmals auf jene runde, etwas aufgetriebene Gestalt des distalen Fibulaendes aufmerksam zu machen. Diese Erscheinung steht in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Verlaufe der Sehnen der Mm. peronei (den Ext. dig. brev. mit inbegriffen) über die Vorderfläche der distalen Epiphyse (vergl. auch die Abbildung auf Tafel I der MECKEL'schen Monographie).

hang mit diesem. Die Endsehne verläuft, wie ich erwähnte, mit den zwei vorigen vereint zum Fusse. Auf der vorderen Fläche der Tibia werden alle drei Sehnen dadurch befestigt, dass die Unterschenkelfascie (*Fc*) fest mit dem Perioste sowohl am medialen als auch am lateralen Rande der Tibia verwachsen ist. So zum Halteapparat umgewandelt trennt sie die 3 Sehnen von den Peronealmuskeln.

Die Sehne des Tibialis antic. befestigt sich an das Os naviculare und entocuneiforme[1]).

b) Nerven für die Vorderfläche des Unterschenkels und Fusses. An der Innervation der erwähnten Unterschenkelmuskeln sowie an der Versorgung der Haut des Fusses betheiligen sich Nerven aus dem Plexus cruralis und ischiadicus, von denen die des letzteren im N. peroneus (Fig. 1, 2 *np*) verlaufen.

---

[1]) Nachdem wir die Muskulatur des Ornithorh. par. kennen gelernt haben, wird es am Platze sein, in Kürze einen Blick zu werfen auf die sehr abweichenden Zustände bei Echidna Hystrix, wie sie uns Mivart (l. c.) beschrieben hat.

Mivart deutet bei Echidna Hystr. zwei Muskeln als Tib. ant. Dieselben sind vom Ursprunge an bis zur Insertion an die Dorsalfläche des Entocuneiforme und die der proximalen Phalange des Hallux gesondert. Beide verlaufen auf der vorderen Tibiafläche in besonderen Rinnen, und bewahren auch dadurch ihre Selbständigkeit.

Der Mivart'sche Ext. hall. long. entspringt in der proximalen Hälfte der tibialen Seite der Fibula und heftet sich an der medialen Fläche der letzten Phalange der zweiten Zehe fest. Es scheint mir hier eine Willkür in der Deutung der Unterschenkelmuskeln vorzuliegen. So weit die Mivart'sche Beschreibung und seine Abbildungen Aufschluss über die Verhältnisse bei Echidna gestatten, halte ich es für naturgemässer, den als äussern Tib. ant. beschriebenen Muskel als Ext. hall. long., und den als Ext. hall. long. gedeuteten Muskel als den Extensor longus dig. II aufzufassen. Denn für die Annahme der immerhin merkwürdigen Erscheinung, dass der Tib. ant. zur ersten Zehe und der Ext. hall. long. zur zweiten verläuft, verlangen wir bestimmte zwingende Gründe, von denen Mivart gar nichts erwähnt.

Die übrigen Unterschenkelmuskeln scheinen nun in der That ganz anders als beim Ornithorhynchus angelegt zu sein. Nach Mivart fehlt der Extensor brevis digit. comm. und Peroneus brevis gänzlich, der Ext. digit. long. hingegen entspringt vom Kopfe der Fibula, vorn nur mit schwachen Fasern, hauptsächlich hinten und vom Ligam. extern. laterale, ferner vom oberen $^2/_3$ der tibialen Kante der Fibula und der Membrana interossea. Seine Sehnen gelangen zur 2., 3. und 4. Zehe, auf der rechten Seite auch zur 5. Zehe. Wenn nun in der That der M.'sche Ext. hall. longus einen Bauch des Ext. digit. long. vorstellt, so erhält die 2. Zehe 2 Muskeln, von denen der eine einem Ext. brev. homolog sein möchte, wie es bei der Zerklüftung des Extensor nicht unwahrscheinlich wäre. Jedenfalls aber sind die Bäuche entweder des langen oder kurzen Streckers für die 3 later. Zehen, falls beide vorhanden waren, zu Grunde gegangen. Welchen von beiden Muskeln dieses Schicksal geworden, wage ich nicht zu entscheiden.

Der Muskelast des Plexus cruralis begibt sich auf der Vorderfläche des Oberschenkels vom Stamme des Nervus cruralis am medialen Rande des zur Patella verlaufenden Extensor cruris in die Tiefe, durchbohrt die lateralen Oberschenkelmuskeln, um im distalwärts gewendeten Verlaufe schliesslich lateral von der Patella (*P*) frei über den Condylus externus femoris und das Kniegelenk, zwischen der Fibula und Tibia, auf den Unterschenkel überzugehen. Wir finden den Nerven auf Figur 1 u. 2 (*x*) in der Gegend der Tibiofibularverbindung. Er spaltet sich in mehrere Aeste, welche sich im M. tib. ant. sowohl als auch im Ext. hall. long. (*Ehl*) auflösen.

Der Hautnerv, welcher aus dem Plexus cruralis stammt und für den Fuss bestimmt ist, begibt sich vom Stamme über die Oberschenkelmuskeln zur medialen Fläche des Femur und des Unterschenkels, löst sich hier in mehrere Aeste auf, von denen uns zwei (Fig. 3 *ns*) näher angehen und später im Zusammenhange mit der Verbreitung des N. peron. superfic. (Fig. 3 *nps*) näher berücksichtigt werden sollen.

Der N. peroneus (*np*) wendet sich, nachdem seine Trennung vom Stamme des N. ischiadicus sehr weit proximal erfolgte, zur lateralen Unterschenkelfläche. Hier theilt er sich in einen oberflächlichen und einen tiefen Ast:

1 Der oberflächliche Peronealast *nps* Fig. 1, 2, 3 entsendet gleich nach seinem Entstehen einen quer zur Vorderfläche des Unterschenkels verlaufenden Hautnerv, er selbst wendet sich dann allmälig über die seitliche Muskelgruppe medial- und distalwärts gleichfalls zur vorderen Fläche. Etwa in der Höhe der Tarso-tibialverbindung erhält der N. peron. superf. einen starken Verbindungsast Fig. 3 *a* vom N. saphenus *ns* N. saphen. major des Menschen. Von der Mitte des Unterschenkels an entsendet der N. peron. superf. successive feine, einander parallel distalwärts zu den Zehen verlaufende Aeste, welche untereinander reichlich anastomosiren. Sie verbreiten sich bis zu den Endphalangen in der Art, dass lange feine Nerven den lateralen Fussrand und die einander zugewendeten Zehenränder des vierten, dritten und zweiten Interphalangealraumes Fig. 3 mit sensiblen Fasern versehen. Der letztere erhält zugleich Fasern durch die Anastomose *a* aus dem Cruralgebiete. Den medialen Fussrand und den ersten Zwischenzehenraum versorgt der N. saphenus *ns* Fig. 3 ganz allein.

2 Der tiefe peroneale Nervenast dringt an der lateralen Unterschenkelfläche zwischen dem Peroneus longus *pl* und dem

Ext. brev. digiti V (*Ed* V) ein, gibt hier für diese beiden Muskeln sowie für den Ext. brev. digit. I—IV zahlreiche Aeste ab, von welchen der eine eine besondere Berücksichtigung dadurch verdient, dass er längs des lateralen Randes des Ext. brev. dig. I—IV bis auf den Tarsus verfolgbar ist (Fig. 2 *nt*), indem er von Stelle zu Stelle Zweige an den Muskel gibt. Auf dem Tarsus endet der Nerv unter der Sehne des Ext. brev. digit. I—IV an den Gelenken. Selbst bei genauester Nachforschung konnte ich keine Aeste bis auf den Metatarsus verfolgen.

Der Stamm des Nervus peroneus wendet sich dann weiter medialwärts, versorgt die zwei Köpfe des Ext. digit. comm. long. mit Aesten und gelangt schliesslich zwischen diesen hindurch zum lateralen Rande des Ext. hall. long. In diesem Muskel endet der Nerv.

Nach dieser Beschreibung will ich in Kurzem die Ergebnisse derselben fixiren. In manchen Beziehungen wird sich Ornithorhynchus als auf so indifferenter Organisationsstufe stehend erweisen, dass die Verhältnisse der übrigen Säugethiere ohne Weiteres von hier aus abgeleitet werden können, in anderen dagegen bestehen von den übrigen Säugern fundamentale Differenzen.

1) Die Sehne des M. peroneus longus heftet sich mit gleich starken Bündeln an die Basis des Metatarsale V und die plantare Fläche des Metat. I; ferner mit schwächeren Fasern an das Os cuboides, und die plantare Fläche der Keilbeine. Die Sehnenscheide ist am lateralen Fussrande in ein plantares und dorsales Fach geschieden.

Für den ganz ungewöhnlichen Verlauf der Peroneussehne vom lateralen, quer durch die Planta pedis, zum medialen Fussrande, wie es vom Menschen her hinlänglich bekannt ist, lässt sich vielleicht durch die Annahme Erklärung finden, dass ursprünglich der Peron. long. seine Insertion am lateralen Fussrande hatte (Metatarsale V). Dadurch, dass nach und nach seine Insertionsfasern in Beziehung traten zu plantaren Fussbändern und diese sich fest mit der Peroneussehne verbanden, mag allmälig eine Lockerung und eine schliessliche Lostrennung der Bandapparate eingetreten sein, welche durch die Anheftung an das Würfel- und die Keilbeine (bei einigen Marsupialien (Didelphys virg.) auch an die Metatarsalia III und IV) ihre ligamentöse Natur noch verrathen. Tritt man dieser Erklärung für die Entstehung des plantaren Verlaufes der Peroneussehne bei, so entscheidet man sich zugleich für die secundäre Natur der Sehnenanheftung an dem Metatarsale I. Wollte man

aber im Gegensatz hierzu behaupten, dass die Insertion an dem Metatarsale I einen primären Zustand vorstelle, so muss der Nachweis geführt werden, dass einst der Peroneus longus ein Flexor gewesen sei, und zwar ein Flexor der ersten Zehe. Wenn auch für die Flexornatur des M. peron. long. Manches beizubringen wäre, so sind doch für den Nachweis seiner primären Beziehungen zur medialen Zehe noch unsägliche Schwierigkeiten aus dem Wege zu räumen.

2) Der gemeinsame Extensor brevis digitorum entspringt dicht unterhalb des Peron. long. von der Fibula und bekundet dadurch seine Zugehörigkeit zur Peroneusgruppe. Er ist bereits in zwei Muskeln zerfallen, den Ext. brev. dig. V und Ext. brev. dig. I—IV.

3) Der Peroneus brevis ist noch kein selbständiger Muskel, sondern nur ein Theil des Ext. brev. digiti V. Er inserirt an dem distalen Ende des Metatarsale V und der Basis der Grundphalange. Diese distale Insertion des Muskels spricht hinlänglich gegen die Annahme, dass der Peroneus brevis bei Ornithorhynchus nur mit dem Ext. brev. dig. V verwachsen und längst vorhanden gewesen sei, denn dann ist nicht einzusehen, warum die Insertion des Muskels von der Basis des Metatarsale V so weit distal rückte und sich dennoch ganz frei erhielt. Ich bin vielmehr der Meinung, dass vom Peroneus brevis bei Ornithorhynchus erst Andeutungen überhaupt existiren, dass durch ein allmäliges proximalwärts Wandern der lateralen Sehne des Ext. brev. dig. V und durch die spätere Spaltung des letzteren in zwei Bäuche sich erst der Peron. brev. herausbildete, wie wir ihn bei den übrigen Säugethieren antreffen.

4) Der Ext. hall. long. entspringt gleich dem Ext. dig. comm. long. proximal von der Fibula, beide Muskeln berühren sich im Ursprunge. Auch dadurch, dass beide Muskeln in einer gemeinsamen Scheide über das Tarsocruralgelenk zum Fusse gelangen, drückt sich eine ursprüngliche Zusammengehörigkeit aus.

5) Der Tibialis ant. und der mediale Theil des Ext. hall. long. werden von dem Plexus cruralis innervirt, daher sind diese Muskeln nicht denen der übrigen Säugethiere homolog, welche gleich den lateral von ihnen gelegenen Muskeln vom N. peron. versorgt sind. Diese Muskeln gehören vielmehr in die Extensorengruppe am Oberschenkel. Ihre Beziehung zu diesen spricht sich bei Ornithorh. auch noch dadurch aus, dass die Fasern des Extensor cruris in die des Tib. ant. übergreifen [1]).

---

[1]) Die auffallende Thatsache der Innervation des Tib. antic. und eines Thei-

6 Alle Sehnen der Muskeln aus der Peroneusgruppe verlaufen über die Vorderfläche der Fibula, ein Malleolus externus ist in der Art nicht vorhanden, dass hinter ihm etwa wie beim Menschen, Muskeln verliefen.

**Marsupialia.** a) Muskulatur. Die laterale Gruppe der Unterschenkelmuskeln oder der Peronei setzt sich bei den drei von mir untersuchten Beutelthieren (Didelphys virginiana, Did. cancrivora, Dasyurus hallucatus) aus dem Peroneus longus und brevis und dem Extensor brevis digit. II—V zusammen. Der übereinstimmende Ursprung von der Perone verknüpft diese wie bei Ornithorhynchus zu einer naturgemässen Gruppe. In der Anordnung der Muskeln walten bei den drei Thieren nur geringe Verschiedenheiten.

Peroneus longus *pl* Fig. 4, 5. Bei Didelphys virginiana entspringt der Muskel mittelst eines oberflächlichen und eines tiefen Kopfes. Der oberflächliche kommt vom Capitulum fibulae (Fig. 4, 5 *F*. Seine Ursprungsfasern überbrücken die tiefe seitliche Grube des Capitulum, in welcher der Ext. brev. digiti V (Fig. 7 *Ed* V) liegt, indem sie den hinteren und vorderen leistenförmigen Rand des Capitulum einnehmen. Während die vom vorderen Rande entspringenden Fasern sich an dem sehnigen Ursprunge des Peron. brev.

---

les des Ext. digit. comm. long. durch den N. cruralis ermuthigt zu neuen Untersuchungen bei niederen Wirbelthieren (Reptilien). Von der Kenntniss neuer Thatsachen ist Licht zu erhoffen für diese jetzt noch dunkeln Verhältnisse des Zusammenhanges der Befunde von Ornithorhynchus mit jenen der übrigen Säuger. Hier mag genügen, die Vermuthung auszusprechen, dass einst die Extensorengruppe am Oberschenkel sich auch über den Unterschenkel abwärts erstreckte und dass allmälig durch bestimmte Ursachen, die mit der freieren Beweglichkeit des Fusses im Vereine stehen mögen, die Extensorengruppe am Unterschenkel den von der lateralen Unterschenkelfläche einrückenden Beugern Platz machte. Hierdurch würde sich dann auch der Verlauf des N. peron. um die Fibula herum zur Vorderfläche des Unterschenkels erklären, ferner seine Innervation aller hier gelegenen Muskeln, welche bei Ornithorhynchus noch nicht ganz den hereinrückenden Beugern Platz machten. Auch würde ein solcher Process der Muskel- und Nervenwanderung den Verlauf der Hautnerven bei Ornith. erklären. Während nämlich bei allen Säugern der N. peron. die Zehenränder, zuweilen mit Ausnahme des medialen Fussrandes, versorgt, so hat bei Ornithorh. ein sensibler Nerv (Fig. 3 *ns*) aus dem Plexus cruralis nähere Beziehung zur Vorderfläche des Fusses behalten, indem er sich am medialen Fussrande, dem ersten Zwischenzehenraume und auch mit einem stärkeren Aste am 2. Zwischenzehenraume vertheilt. In demselben Grade also, wie die motorischen Nerven mit ihren Endapparaten aus dem Ischiadicusgebiete medialwärts wanderten und die Extensorgruppe verdrängten, spiegelt sich diese Erscheinung an den Hautnerven wieder.

Fig. 7 *m*) bis zu dem proximalen Drittel des Corpus fibulae heraberstrecken, beschränken sich die Fasern vom hinteren Capitulumrande auf diejenige Gegend, wo auf dem Köpfchen des Wadenbeins das von Owen[1]) u. A. als Sesambein gedeutete Knochenstückchen gelenkig aufsitzt. Nur wenige Muskelbündel entspringen von der Fascia cruris, distal vom Capitulum fibulae. Der tiefe Kopf des Peron. long. ist durch den N. peron. (*np* Fig. 4—7) von dem oberflächlichen getrennt und entspringt an der hinteren seitlichen Fläche des Köpfchens. Seine Fasern reichen distalwärts bis über die Mitte der hinteren Fläche der Fibula hinaus[2]).

Die Sehne wendet sich hinter den scharf ausgeprägten Mall. ext. (*ml*). In der Gegend des Würfelbeins zweigt sich, bevor die Sehne zur Planta pedis verläuft, von ihr ein dünner, breiter, sehniger Streif zur Tuberositas des Metat. V und den Basaltheilen des vierten und dritten Metat. ab. Dieser Sehnenstreif ist eine Abspaltung der Peroneussehne selbst und bildet mithin eine wahre Insertion.

Abweichungen bei Didelph. cancr.: die Ursprungsfasern des Peron. long. stehen in näherer Beziehung zum Ext. digit. long. dadurch, dass der Peron. brev. mit dem Ursprunge weiter distal gerückt ist. Ferner heftet sich die Sehne nur noch mit schwachen Fasern an das Metat. V fest, während diejenigen zum vierten und dritten Metat. fehlen.

Dasyurus halluc. unterscheidet sich im Ursprunge des Peron. long. von Didelphys dadurch, dass der Muskel das Capitulum fibulae, distal von der Gelenkverbindung mit dem supracapitulären Knöchelchen, einnimmt und den Ext. brev. dig. V nicht überbrückt, sondern einfach bedeckt, da dieser selbst herabgerückt ist[3]). Auch bei Dasyurus findet sich die Anheftung der Sehne an die Tuberositas des Metat. V. Bei allen 3 Thieren verläuft die Sehne des Peron. long. gemeinsam mit denen der zwei folgenden Muskeln in einer tiefen Furche hinter dem Malleolus externus[4]).

---

[1]) The Cycl. of Anat. and Phys. Vol. III, p. 280.

[2]) Meckel (System der vergl. Anat. Bd. IV) beschreibt einen Ursprungskopf vom Condylus lateralis femoris, von welchem ich bei keinem der untersuchten Thiere etwas beobachtete.

[3]) Es prägen sich auch deutliche Verschiedenheiten in der Gestaltung des Capit. fib. bei Dasyurus von derjenigen bei Didelphys aus: das Capitulum ist hier nicht so weit nach hinten hin ausgezogen und zeigt nur noch eine flache laterale Vertiefung für den Ursprung des Ext. brev. dig. V.

[4]) Es ist nicht unwichtig, dass der Per. long. ausser an seinem proximalsten Abschnitte keine Beziehung zur Unterschenkelfascie besitzt. Bei Did. virg. ist in

Der Peroneus brevis (Fig. 4—7 *pbr*) ist bei allen drei Beutelthieren ein selbständiger Muskel, welcher fleischig von der vorderen Fibulafläche[1]) seinen Ursprung nimmt, bei Didelphys virg. am weitesten proximal im zweiten Viertel, bei Dasyurus im mittleren Drittel, bei Didelphys caner. im zweiten und dritten proximalen Fünftel, und zwar bei dem letzteren gemeinsam mit dem Ext. brev. digit. II—V brevis. Der Peron. brev. erhält noch einen accessorischen Ursprung (Fig. 7 *m*), der bei Did. virg. und Dasyurus vom Capitulum fibulae herabsteigt, bei Did. caner. jedoch in Beziehung getreten ist zu der zwischen dem Peron. long. und Ext. dig. comm. long. befindlichen Fascie. Dieser sehnige Ursprung ist wahrscheinlich secundärer Natur (siehe unten). Darin unterscheiden sich die Marsupialia von Ornithorh. sehr wesentlich, dass der Peron. brev. vom Ext. brev. sich getrennt hat; nur bei Did. caner. hängen beide Muskeln noch inniger zusammen.

Der Extensor brevis digiti V (*Ed* V Fig. 6, 7[2]) hat sich bei den Beutelthieren gleich wie bei Ornithorhynchus vom Ext. brev. comm. losgetrennt, wobei er seinen proximalen Ursprungscharakter bewahrte, während der aus ihm abgetrennte Peroneus brevis ihn aufgab. Der Muskel entspringt, in Uebereinstimmung mit der Meckel'schen Angabe, a) mit wenigen Muskelfasern vom Condylus lateral. femoris (Fig. 6, 7 *F*), b) vom Ligam. lat. ext. und c) von der ganzen proximal-lateralen Fläche des vertieften Capitulum fibulae (*c*). Er ist bedeckt vom Peron. long. und bedeckt selbst wieder den Ext. brev. dig. II—IV (Fig. 7 *E* II—IV). Nur durch wenige Muskelbündel hängen beide zusammen.

Bei Dasyurus rückte der Muskel distalwärts und nimmt die vordere Fläche der Fibula ein, bis herab zu deren Mitte.

---

der Gegend des Fibulaköpfchens die oberflächliche Muskelschicht mit der Fascia cruris verwachsen, zugleich entspringt von letzterer ein breiter dünner Muskelbauch des M. gastrocnemius, welcher den N. peron. überbrückt. Auch bei Dasyurus findet sich Aehnliches, doch ist hier der Gastrocnemiuskopf vom Peron. long. getrennt und liegt weiter nach hinten.

[1]) Vergl. Meckel: nach ihm entspringt bei Didelphys der Peron. brev. von der oberen Hälfte des Wadenbeins.

[2]) Die Bezeichnung des Ext. brev. digiti V bei den Säugethieren als »M. peroneus tertius« ist eine sehr alte. Der Name hat sich standhaft in der Literatur erhalten und ist das Zeichen dafür, dass man über die Natur des Peroneus III im Unklaren blieb.

Meckel vertritt die Ansicht, dass beim Schnabelthiere und bei Didelphys der M. ext. brev. dig. vom Fussrücken zum Unterschenkel hinaufgewandert sei. Zu dieser Anschauung konnte M. nur gelangen, indem er die

Hinter dem Mall. extern. verläuft die Sehne des Peron. brev., lateral und auf der des Ext. brev. dig. V.

Der Nerv für den Ext. brev. dig. V dringt am lateralen Muskelrande ein, derjenige für den Peron. brevis verläuft distal- und medialwärts unter dem Ext. brev. dig. V (Fig. 7 *x*). Da der Peron. brev. als ein Differenzirungsproduct des Ext. brev. dig. V anzusehen ist und demnach ursprünglich lateral gelegen haben muss, so gibt uns der Nerv *x* (Fig. 7) Aufschluss über die Art seiner Dislocation.

Der kurze Strecker für die vier medialen Zehen ist bei den Beutelthieren in zwei ganz von einander gesonderte Muskeln zerfallen, von welchen derjenige für die erste Zehe und ein Theil für die zweite Zehe vom Fussrücken[1], der für die zweite, dritte und vierte hingegen von der Fibula entspringt.

Die näheren Verhältnisse sind folgende:

1) Extensor brevis digitorum II—IV (*E* II—IV Fig. 7). Der Muskelursprung beginnt bei Did. virgin. dicht unterhalb des Capitulum fibulae, er nimmt die vordere laterale Fläche dieses Knochens bis zum unteren Drittel ein. An der vorderen Fibulakante berühren sich seine Fasern mit denen des Peron. brev. (*pbr*). Bei Didelph. caner. erstreckt sich der Muskel mit dem Peron. brev., welchem er verbunden ist, bis unter die Mitte der Aussenfläche der Fibula. Der Muskelbauch zerfällt frühzeitig in drei Bündel, von denen das am weitesten proximal gelegene für die vierte Zehe bestimmt ist[2]. Bei Dasyurus nimmt der Ursprung das mittlere Drittel der vorderen, äusseren und hinteren Fläche der Fibula ein und entfernt sich auf diese Weise von dem primären Zustande.

---

Organisationsverhältnisse bei niederen Thieren auf die hoch differenzirten des Menschen zurückzuführen suchte, anstatt umgekehrt zu verfahren.

[1]) Meckel hat diese Beobachtung bereits gemacht, indem er sagt, »der für die erste und zweite Zehe entsprechende Bauch entspringt, wie gewöhnlich, vom Fersenbeine«. Das gewöhnlich aber hat keinen Bezug auf Ornithorhynchus, der eine Ausnahme hiervon macht. Cuvier (l. c. Pl. 178) bildet bei Did. caner. keinen vom Fersenbeine entspr. Muskel zur zweiten Zehe ab, während bei Phalangista cavifrons der ganze Muskel der zweiten Zehe von hier entspringt. Es scheinen daher innerhalb der Marsupialien alle Uebergangsformen für den Ursprung des Ext. brev. dig. II vom Unterschenkel und vom Fussrücken obzuwalten.

[2]) Wie wir später sehen werden, verlassen in den Säugethierabtheilungen immer nur bestimmte Bäuche des Ext. brev. den Unterschenkel, um auf dem Rücken des Fusses wieder zu erscheinen. In der Anordnung des Ext. brev. dig. II—IV bei Did. virg. ist nun auch deutlich ausgesprochen, dass es die lateralen Zehenmuskeln sind, welche am längsten und hartnäckigsten ihren proximalen Ursprung beibehalten.

2 Extensor hallucis brevis (*Ehbr* Fig. 6, 9). Der Ursprung des Muskels liegt lateral am Calcaneus. Der Muskel spaltet sich in ein grosses Bündel für die erste Zehe und ein feineres für die zweite, dessen Sehne sich mit derjenigen des Ext. brev. dig. II—IV vereinigt.

Bei Dasyurus war von einem homologen Muskel nichts aufzufinden. Dass aber ein solcher in gleicher Art wie bei Didelphys vorhanden gewesen sei, dafür sprechen die neurologischen Zustände, welche späterhin besprochen werden.

Der Ext. digit. comm. long. (*Edl* Fig. 5—7) entspringt gemeinsam mit dem Peron. brev. von der vorderen Crista des Capitulum fibulae (MECKEL: vom Unterschenkel) und vom proximalen Drittel der Sehne des Peron. brev.; bei Dasyurus reichen die Ursprungsfasern von der Sehne des Peron. brev. bis zum proximalen zweiten Fünftel herab[1]). Insertion: zweite bis fünfte Zehe.

Extensor hallucis longus (*Ehl* Fig. 6). Ursprung: bei Didelphys distal vom Capitulum fibulae an der medialen Kante des Knochens und am Ligam. interosseum; bei Dasyurus ist der Muskel im Einklang mit der rückgebildeten ersten Zehe schwächlich, entspringt vom mittleren Fünftel der medialen Fibulakante (Fig. 11). Die Sehne verläuft, wie bei allen Säugern, gemeinschaftlich mit der des Tib. ant. zum medialen Fussrande herab.

Der Tibialis anticus (Fig. 5 *ta*) entspringt in verschiedener Ausdehnung von den Condylen der Tibia und deren Körper, von der Fascia cruris oder auch von den Fascien der lateral gelegenen Muskeln. Die Sehne heftet sich am medialen Fussrande fest.

Die grosse Uebereinstimmung, welche betreffs dieses Muskels innerhalb der höheren Säuger mit den Beutelthieren herrscht, ist die Veranlassung, dass wir später nur vorübergehend auf denselben eingehen werden.

[1]) Der Muskel ist dem gleichnamigen bei Ornithorhynchus homolog, er unterscheidet sich im Wesentlichen von jenem durch die mehr distale Lagerung seines Ursprunges. Zwischen dem Ext. hall. long. der Beutelthiere und höheren Säuger einerseits und Ornithorh. andererseits besteht, wie ich oben schon andeutete, eine incomplete Homologie; hingegen sind die Tib. ant. bei denselben Thieren völlig heterolog, da ganz verschiedene Nerven sie versorgen.

Während bei den Monotremen der Ext. hall. long. (Fig. 1, 2) gemeinsam mit dem Ext. digit. comm. long. proximal vom Unterschenkel entsprang, so findet in allen folgenden Säugethierabtheilungen durchgehends eine distale Verlegung der Ursprungsfläche statt. Zugleich ist derselbe aus der Gruppe der oberflächlichen Unterschenkelmuskeln herausgetreten: er liegt in der Tiefe, von seinen Nachbarn bedeckt.

b) Nerven. Da die Verzweigung, der Verlauf der Nervenzweige und ihr Verhalten zu den Unterschenkelmuskeln bei allen drei untersuchten Marsupialien im Wesentlichen übereinstimmen, so wird eine genauere Beschreibung an Didelphys virginiana, das immerhin die primitiveren Zustände darzustellen scheint, gegeben, unter Beifügung der hiervon abweichenden Zustände bei den zwei anderen Beutelthieren.

Der Nervus peroneus (Fig. 4—7 *np*), welcher sich frühzeitig vom N. ischiadicus trennt, zerfällt in einen oberflächlichen und einen tiefen Stamm. Ersterer (Fig. 4, 5, 8 *nps*) besteht aus einem Aestchen (Fig. 4 *nf*), das als N. fibularis cutan. an der lateralen Fläche des M. gastrocnemius distalwärts verläuft, um sich hinter dem Malleolus extern. zur Dorsalfläche des Fusses zu begeben, wo wir ihm wieder begegnen werden. Ein zweiter starker Ast, der Endast des oberflächlichen Nerven (Fig. 8 *nps*) ist von einigen an der Fascia cruris entspringenden Fasern des Gastrocnemius (Fig. 4 *g*) bedeckt, verläuft zwischen diesen und dem Peron. long. zur Vorderfläche des Unterschenkels und zum Fusse. Der Nerv anastomosirt mit dem Aste *nf*, der die Haut am lateralen Fussrande versorgt, darauf vertheilt er sich folgendermassen (Fig. 8 *nps*): der Haut des ersten Zwischenzehenraumes theilt der Nerv drei kleinere Aeste zu, von denen der laterale mit dem N. peron. prof. (Fig. 8 *npr*) anastomosirt; zum zweiten Zwischenzehenraume gelangt nur ein feiner Ast. Derselbe vereinigt sich mit dem Nerv. peron. prof. (Fig. 8 *npr*), ohne weitere Hautäste abzugeben. Der dritte und vierte Zwischenzehenraum wird allein von Aesten des oberflächlichen Fussnerven versorgt, nur dass der Nerv *nf*, durch seine Verbindung mit den am weitesten lateral gelegenen, Nervenfasern in das vierte Spatium interphalang. entsendet. Am medialen Fussrande verbreitet sich der N. saphenus (*ns*).

Der tiefe Stamm des N. peroneus (Fig. 6 und 7 *np*) dringt zwischen die zwei Ursprungsköpfe des Peroneus longus ein und zerfällt hier in viele Nerven, motorische und sensible. Der Zweig für den Peron. long. begiebt sich direct an den Muskel: die Aeste für den Peron. brev. und Ext. brev. digit. II—IV ziehen zwischen dem kurzen Strecker der fünften und dem der zweiten bis vierten Zehe nach vorn und medialwärts. Längs des lateralen Randes des Ext. brev. digit. II—IV verläuft bis zum distalen Viertel ein feiner Stamm (*nt* Fig. 7) zu jenem Muskel. Der Ext. brev. dig. V erlangt am lateralen Rande seinen Nerv. Unterhalb der sehnigen Ursprungs-

fasern des Peron. brev. (Fig. 7 *m*) begibt sich der Nerv zum langen Zehenstrecker. Zwischen Fibula und den medialen Muskeln geht der Nervenstamm zum M. tib. antic. Der N. peron. prof. (*npr*) schlägt sich um die mediale Kante des Ext. hall. long., wobei er Aeste an den betreffenden Muskel entsendet und gelangt auf dem Ligam. interosseum schliesslich an die laterale Kante des Ext. hall. long. und zum Fussrücken. Hier innervirt er den Ext. hall. brev. und sendet seine Endäste distalwärts in den ersten und zweiten Zwischenzehenraum. Hier hatten wir sie bereits erwähnen müssen (Fig. 6, 8, 9). In das erste Spatium gibt er einen Ast zur lateralen Fläche der ersten Zehe, in das zweite zwei Aeste zu den Flächen der zweiten und dritten Zehe. Die schon beschriebenen Anastomosen mit dem N. peron. superf. liegen lateral von den Sehnen der langen und kurzen Zehenstrecker. Nervenäste zum dritten und vierten Intermetatarsalraum konnte ich nicht wahrnehmen. Abweichend vom Geschilderten verläuft bei Did. cancr. der N. peron. superf. frei über den M. gastrocnemius; zweitens durchbohren die Nervenäste für den Peron. brev. und Ext. brev. dig. II—IV den Ext. brev. dig. V, bevor sie sich in die zwei Muskeln einsenken.

Bei Dasyurus ist der N. peron. superf. von einem ziemlich starken Bündel des Gastrocnemius überbrückt, das von der Fascia cruris entspringt, wo sie sich an das Cap. fibulae anheftet. Der N. peron. prof. (Fig. 11 *npr*), welcher sich bis zum Antritte auf den Fussrücken gleich wie bei Did. virg. verhält, ist hier als sehr feines Gebilde zum zweiten Zwischenzehenraume verfolgbar, jedoch ohne hier eine Verzweigung an der Haut zu finden. Auf den Tarsus begibt sich lateralwärts ein Aestchen, das vielleicht in den Gelenken endet (Fig. 11 *m*).

Die grossen Verschiedenheiten, welche zwischen den Beutelthieren und den Monotremen (Ornithorh.) in der Einrichtung der Muskeln und Nerven am Unterschenkel bestehen, sind der Ausdruck für mächtige Differenzirungsprocesse, welche im Skeletsystem der Beutelthiere vor sich gegangen sind. Diese stehen wiederum in innigster Wechselbeziehung zu Verrichtungen, die der Fuss der Beutelthiere allmälig übernahm, und die ihn bei geänderter Lebensweise nicht blos zum Gehen, sondern auch zum Klettern und Greifen geeignet machten. Durch diese Anpassungserscheinungen des Fusses an einen mannigfaltigeren Gebrauch der Gliedmaassen mussten nothwendiger Weise die Muskeln andere Angriffspunkte erhalten, und daraus bedeutende Veränderungen im Skelete resultiren. Dass hiebei der Ver-

lauf der Nerven nicht unbeeinträchtigt bleiben konnte, bedarf keiner Erläuterung.

Die wichtigsten bei den aplacentalen Säugethieren bestehenden Verschiedenheiten fasse ich hiemit zusammen:

1) Der Tib. ant. des Ornithorh. und der mediale Theil des Ext. hall. long. sind nicht den gleichbenannten Gebilden der Marsupialien homolog (s. p. 599 Anmerk.).

2) Der Peron. brev. ist beim Schnabelthiere nur durch einen lateralen Sehnenzipfel des Ext. brev. digiti V dargestellt, welcher zum Köpfchen des Metat. V nicht zur Basis desselben, verläuft. Bei den Beutelthieren ist der Peron. brev. ein kräftiger selbständiger Muskel. Wie ich bereits andeutete, hat sich der Peron. brev. aus dem Gebiete des Ext. brev. digiti V abgelöst. Letzterer ist schon bei Ornithorh. ein autonomer Bestandtheil des Unterschenkels.

Drei andere Differenzpunkte stelle ich unter Nr. 3 zusammen, da für sie eine einheitliche Erklärung gegeben werden kann:

3) a) Bei den Monotremen[1] entspringt der ganze Ext. brev. digit. vom Unterschenkel, bei den Beutelthieren befindet sich hingegen ein Theil desselben auf dem Fussrücken; bei ersterem verlaufen die Sehnen über die Vorderfläche der Fibula zum Fusse, bei den letzteren liegen die Sehnen der vom Unterschenkel entspringenden Muskeln hinter dem Mall. ext. in einer tiefen, durch Bänder umschlossenen Rinne.

b) Bei den Monotremen (Ornithorh. par.) verrieth der laterale Theil des Ext. hall. long. (er ist homolog dem Muskel der Beutelthiere) schon durch seinen proximalen Ursprung und seine Lage nahe Beziehungen zum Ext. digit. long. Sollte nun noch die früher ausgesprochene Ansicht als stichhaltig befunden werden, dass die durch den N. cruralis versorgten Muskelfasern allmälig zu Grunde gehen und durch die laterale Unterschenkelmuskulatur ersetzt werden, so würde der Ext. hall. long. nur als ein Abkömmling des Ext. dig. comm. long. aufzufassen sein. Bei den Beutelthieren ist der ganze Muskel durch den N. peron. innervirt, er hat sich vom Ext. digit. scharf gesondert, indem er distalwärts wanderte und von den übrigen oberflächlichen Muskeln in die Tiefe sich begab.

c) Bei den Monotremen (Ornithorh.) fehlt der N. peron. prof.

[1] Auch Echidna Hystrix kann hieher gerechnet werden, da, wie wir vermutheten, entgegen der Ansicht Mivart's, einige Muskelüberreste des Ext. brev. am Unterschenkel erhalten sind. Jedenfalls ist von keinem Muskel am Fussrücken etwas bekannt.

der Beutelthiere. Den Nerven *nt* auf Fig. 1 und 2, welcher sich beim Schnabelthiere bis auf den Tarsus erstreckt, halte ich dem gleichbenannten Gebilde bei Did. virg. für homolog (Fig. 7), sowie dem N. peron. prof. accessor. der Nager und Carnivoren (siehe weiter unten). Dass gerade bei den wenigen von mir untersuchten Marsupialien der Nerv *nt* nicht bis auf den Tarsus reicht, nimmt uns nicht mehr Wunder, wenn wir die grossen Verschiedenheiten innerhalb der Rodent. und Carniv. werden kennen gelernt haben. Uebrigens werden sich wohl auch unter den Beutelthieren Formen finden, die Aehnliches darstellen wie bei jenen Thierclassen, und ich möchte in jenem Verhalten durchaus keine exclusive Eigenthümlichkeit der Marsupialia behauptet haben.

Der N. peron. prof. innervirt regelmässig die auf dem Fussrücken befindlichen Muskelbäuche des Ext. brev. digit.; ausserdem entsendet sein Stamm bei den Didelphysarten sensible Nervenfasern für die Zehenränder des Spatium interphal. II und den medialen Rand des ersten Spatium.

Zum Verständnisse dieser gewaltigen Verschiedenheiten innerhalb der aplacentalen Säugethiere wird die Annahme eines Umwandlungsprocesses am Unterschenkel nöthig gemacht:

*Die für die erste und für die zweite Zehe bestimmten Muskelbäuche des Extensor brevis dig. comm. kamen als selbständigere Gebilde auf die Vorderfläche des Unterschenkels zu liegen. Von hier wanderten ihre Ursprungsfasern zu einer Zeit, in der gleich wie bei Ornithorhynchus noch die Sehnen der ganzen Peroneusgruppe über die Vorderfläche der Fibula verliefen, weiter distalwärts bis auf den Fussrücken. Indem die Muskeln mit ihren aus dem N. peron. stammenden Fasern nothwendig im Zusammenhange blieben, so gibt uns der Verlauf des N. per. prof. den Verlauf der Wanderung an. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen müssen wir uns einen ähnlichen am Ext. hall. long. in Wirksamkeit denken. Der Muskel rückte gleichfalls distal und nahm seine Ursprungsstelle distal und lateral vom N. peron. prof., wie sie sich bei allen höheren Säugern erhalten hat. Nach Ablauf dieser Processe entwickelte sich der Mall. ext., hinter welchen die Sehnen der Peronealmuskeln zu liegen kamen, die damit eine kräftigere Wirkung auf den lateralen Fussrand erhielten.*

Der Malleolus externus gehört in die Reihe der durch die Muskulatur bedingten Knochenleisten, auch sein spätes Auftreten in der Entwicklung des Individuums spricht für die secundäre Natur. Dass die Lage der genannten Muskelsehnen bei den höheren Säugern

ursprünglich, gleich wie bei Ornithorh., auf der vorderen Fläche des Unterschenkels gewesen, dafür werden wir noch Spuren bei den Carnivoren und Nagern kennen lernen.

Es bleibt nun noch eine Erscheinung übrig, für welche ich keine genügende Erklärung geben kann: es ist der Verlauf von sensiblen Fasern im Gebiete des N. peron. prof. Da dieselben sich bis zu den Endphalangen der Zehenränder verfolgen lassen und mithin in das Verbreitungsfeld des N. peron. superf. bei Ornithorh. sich begeben, so liegt die Vermuthung nahe, dass der N. peron. prof. Fasern aus dem N. superf. übernommen hat. In welcher Weise dieses jedoch geschehen, darüber können vielleicht entwicklungsgeschichtliche oder weiter zurückgreifende vergl. anatomische Untersuchungen Aufschluss geben. Jedenfalls kann es sich nicht um einfache Abspaltungen von Zweigen des N. superf. handeln; denn wenn auch für den proximalen Verlauf des N. prof. unterhalb des M. peron. long. eine hinreichende Erklärung gegeben werden kann[1], so müssten die Nerven in ihrem distalen Gebiete stets ihre Lage über den Sehnen der Ext. digit. long. und brev. beibehalten haben, was nicht der Fall ist. Ueber das Bestehen einer bestimmten Wechselbeziehung zwischen beiden Nerven werden wir bei den übrigen Säugethierabtheilungen noch Aufschluss erhalten.

Pflichten wir der Erklärung für die Genese des N. peron. prof. durch das distalwärts Wandern eines Theiles des M. ext. brev. bei, so folgt, dass auch bei Thieren wie Dasyurus ein Extensor hall. brev. sich auf dem Fussrücken befunden habe und erst hier zu Grunde ging: der vorhandene N. peron. prof. spricht hiefür (Fig. 11 *npr*).

**Nagethiere.** a Muskulatur. Die Peroneusgruppe besteht aus dem Peroneus longus, brevis und Extensor brevis digit. V und IV.

Der Ursprung des Peron. long. scheint sich bei allen Nagern sehr gleichmässig zu verhalten, er liegt am Capit. der Fibula (Mus decum.)[2], am lateralen Condylus der Tibia (Myoxus Gl. und Lepus

---

[1] Während bei Ornithorh. der ganze, bei den Beutelthieren der grösste Theil des N. peron. superf. noch über dem M. peron. long. zur Vorderfläche des Unterschenkels verläuft, so gelangt der ganze Nerv innerhalb der Carnivoren durch Umlagerung von Muskelfasern unter diesen Muskel, wo er sich auch bei den anderen Säugethieren befindet. Auf gleiche Weise könnte bei den Marsupialien schon ein Theil des Nerven seine ursprüngliche Lage eingebüsst haben.

[2] Der Peroneus longus entspringt vom Wadenbein beim: Stachelschwein (2. und 3. Fünftel der Fibula), Arctomys, Biber, Mäusen, Cavien, Ratten, Hamster, Eichhörnchen (Meckel). — Wiedemann (Arch. f. Zool. und Zootomie.

cunicul., siehe W. KRAUSE) [1]) oder er steht in Beziehung zu dem zwischen den Beugern und Peronei gelegenen Ligam. intermusculare (Myoxus, Mus dec.) [2]). Die Sehne verläuft hinter dem Mall. ext. zum Fusse, vollkommen getrennt von denen der zwei anderen Muskeln, bei Cavia Cob. in einer besonderen tiefen Furche (Fig. 12), bei der Ratte durch straffe Bindegewebsscheiden abgeschlossen. CUVIER bildet bei Coelogenys Paca (l. c. Pl. 250) den Verlauf der Sehne durch ein besonderes Fach des Mall. ext. ab. Um das Os cuboides herum gelangt die Sehne zur Fusssohle, wo ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen, wie sie bei den Carnivoren beschrieben sind, so dass ich auf diese verweise [3]).

Die tiefe Peroneusgruppe besteht aus dem Peroneus brevis (*pbr*) und dem Extensor brevis digit. IV—V (*Ed* V, IV) [4]). Der Ext. brev. dig. V liegt bei den von mir untersuchten Nagern nach hinten vom Peron. brev. und auf dem Ext. brev. dig. IV, mit dessen Ursprungsfasern er häufig eng verbunden ist. Der Ext. brev. dig. IV reicht zuweilen bis unter die proximale Hälfte der Fibula herab. Der Peron. brev. (Fig. 12, 15, 16) liegt nach vorn und medial von den zwei vorigen Streckern. Beim Kaninchen (Fig. 16) entspringt er von dem Cond. ext. tibiae, dem Ligam. interosseum und der Fibula, bei Myoxus von dem Cap. fibulae und weiter distalwärts; auch bei der Ratte erhält der Muskel noch weit proximal entspringende Fasern, welche ähnlich wie bei den Beutelthieren mittelst einer län-

---

Bd. IV, erstes Stück 1804) beobachtete beim Biber den Ursprung vom äusseren und hinteren Theile des Wadenbeinkopfes p. 123.

[1]) Die Anatomie des Kaninchen in topographischer und operat. Rücksicht von W. KRAUSE. Leipzig 1868.

[2]) Diese Fasern liegen distal von dem Nervus peroneus bei seinem Eintritte zwischen Mm. peron. long. et brev.

[3]) MECKEL erwähnt, dass die Sehne beim Stachelschwein »vorzüglich an dem ersten Mittelfussknochen, ausserdem an dem zweiten und dritten und an den Keilbeinen« inserire. p. 627. Beim Kaninchen inserirt der Muskel an der Plantarfläche des Os cuboides.

[4]) Hiervon machen auch die sciuromorphen Nagethiere keine Ausnahme. So beschreiben bei Sciurus vulgaris HOFFMANN und WEYENBERGH (die Osteol. u. Myologie von Sc. v. Haarlem 1870. p. 65) als M. peron. III und IV zwei vom Unterschenkel entspr. Gebilde zur vierten und fünften Zehe. Auf dem Fussrücken lagern dem entsprechend nur drei Muskelbündel des Ext. brevis. — Auch CUVIER (l. c.) bildet ein Gleiches ab beim Sciurus vulgar. (Pl. 204), Arctomys alp. (Pl. 210), Mus decum (Pl. 212), Castor (Pl. 220), Hystrix crist. Pl. 229), Coelogenys Paca (Pl. 250), Myrmecoph. Capens. Die Sehnen dieser Muskeln liegen bald über, bald unter der des Peron. brev.

geren Sehne vom Capit. fibulae entspringen und zwischen dem Ext. digit. long. und dem Peron. long. gelagert sind. Die Endsehnen der drei Muskeln liegen hinter dem Mall. ext. (*me*) in einer gemeinsamen Sehnenscheide, und zwar beim Kaninchen und Myoxus derart, dass die Sehne des Peron. brev. zwischen denen des vierten und fünften Zehenstreckers sich findet (Fig. 14, 16). Dieses Verhalten gestattet den Schluss, dass der proximale Abschnitt des Peron. brev. von der lateralen Fläche der Fibula durch die Köpfe der Extensoren medialwärts gewandert sei[1]).

Unter den subungulaten Nagethieren untersuchte ich Cavia cobaya Fig. 12. Mit der Rückbildung zweier Zehen haben sich die Muskeln eigenthümlich differenzirt. Die tiefe Peroneusgruppe besteht aus 2 Muskeln. Der eine (*pbr*) entspringt vom proximalen zweiten Drittel der medialen Fibulafläche und inserirt am rudimentären Metat. V und dem Os cuboides. Dieser Muskel ist dem Peron. brev. homolog. Der zweite Muskel (Fig. 12 *Ed* V) entspringt bis zur Mitte der Fibula, an deren seitlicher und hinterer Fläche. Er ist gefiedert und besitzt eine Zwischensehne. Seine Insertion befindet sich an den Phalangen der lateralen vierten Zehe. Da seine Sehne hinter dem Mall. ext. auf derjenigen des vorigen Muskels (Peron. brev.) gelegen ist, so halten wir diese für homolog der des Ext. brev. dig. V beim Kaninchen und bei Myoxus (*so*). Vermuthlich ist der Bauch des gefiederten Muskels proximal zusammengesetzt aus dem

---

[1]) Die Lage der Sehnen der drei Muskeln (Ext. brev. dig. V, Peron. brev. und Ext. brev. dig. IV) bei den Nagern, welche die fünfte Zehe besitzen, halte ich vorläufig für massgebend bei einer Muskelbestimmung für jene Thiere, bei welchen die betr. Zehe rudimentär geworden ist. Da die Sehnen hinter dem Mall. ext. in der Weise angeordnet sind, dass zu oberst die des Ext. brev. dig. V, dann die des Peron. brev. und endlich die des Ext. brev. dig. IV folgt, so kann man nicht die bei Cavia am oberflächlichsten liegende und zur vierten Zehe gehende Sehne mit der des Ext. brev. dig. IV der übrigen Nager identificiren. Aus denselben Gründen ist die Deutung zurückzuweisen, nach welcher der als Peron. brev. bezeichnete Muskel als aus dem Peron. brev. und Ext. brev. dig. V zusammengesetzt betrachtet wird. — MECKEL p. 613 beschreibt bei Hystrix das gewöhnliche Verhalten der zwei Ext. brev. und knüpft daran die Bemerkung, dass der Ext. brev. digit. IV—V vom Fusse proximalwärts gewandert sei. Auf die Unrichtigkeit dieser Anschauung habe ich bereits früher hingewiesen. W. KRAUSE l. c. nennt die Muskeln der tiefen Schicht »Peroneus tertius, quartus und secundus«; für das Metatarsale V gebraucht er die Bezeichnung Metat. IV. — WIEDEMANN l. c. beschreibt beim Biber den vom Unterschenkel kommenden Ext. brev. dig. V als einen langen Strecker der äusseren Zehe. Der Muskel verläuft zusammen mit dem Peron. brev. hinter dem Malleolus ext.

verschmolzenen Musc. ext. brev. V und IV, worauf 1) die Fiederung des Muskels und die Zwischensehne hindeutet, 2) der Umstand, dass ein bei Myoxus oberflächlich verlaufender Nerv (Fig. 14 *npra*) bei Cavia den betreffenden Muskel in seiner Länge durchsetzt, um distalwärts am lateralen Rande wieder zu erscheinen (Fig. 12 *npra*). Diese Thatsache erklärt sich wohl am besten durch das Verschmelzen zweier Muskeln. Während nun der proximale Abschnitt des Ext. brev. dig. IV, wenn auch unselbständig, erhalten blieb, so ist seine Sehne völlig zu Grunde gegangen. Statt ihrer begibt sich die des Ext. brev. dig. IV zur vierten Zehe.

Der Extensor digit. comm. longus zeigt im Ursprunge vom Condyl. later. femoris oder auch von diesem und dem Cond. lat. tibiae (Myoxus) eine grosse Uebereinstimmung bei den Nagern[1]). Bei Cavia fand ich den Muskel im Ursprunge mit einem gleichfalls vom Cond. lat. femor. kommenden Kopfe des Tib. ant. verwachsen (Fig. 12 *n*)[2]).

Insertion: zweite bis fünfte Zehe oder, wo die fünfte Zehe fehlt, zweite bis vierte Zehe.

Der Extensor hallucis longus (Fig. 12, 14 *Ehl*) entspringt überall da, wo er selbständig vorhanden ist, von der medialen Kante der Fibula, nur selten reichen seine Fasern über das proximale Drittel hinauf. Beim Kaninchen fehlt der Muskel. W. Krause bezeichnet hier fälschlicher Weise ein, aus der Gruppe der hinteren Unterschenkelmuskeln dorsalwärts gewandertes Gebilde als Ext. hall. long. (Fig. 17 *fl*). Durch seine Innervation vom N. tibialis verräth derselbe seinen Charakter[3]). Während beim Kaninchen der

---

[1]) Siehe Meckel, welcher dieses Verhalten von Ratte, Biber, Paca, Stachelschwein, Murmelthier anführt; desgl. Cuvier bei Myrmecophaga etc.

[2]) Nach Meckel besteht bei Arctomys der Ext. digit. long. aus zwei Theilen, einem oberflächlichen und einem tiefen. Der tiefe geht zum Fussrücken und fixirt den oberflächlichen, der zur 2.—5. Zehe verläuft. Diese Beschreibung scheint auch auf die Verhältnisse von Lepus cunic. zu passen (Fig. 16, 17 *Ebr*), bei dem aber der tiefe Theil, von dem Meckel bei Arctomys spricht, der verkümmerte und mit der Sehne des Longus verwachsene Extensor brevis ist (Fig. 17 *nppr*).

[3]) Die Sehne dieses Muskels liegt an der Medialfläche der distalen Fibulaepiphyse, im Tarsalabschnitte wird sie vom Dorsum aus sichtbar und wendet sich zur Dorsalfläche der Grundphalange der Innenzehe (W. Krause, op. citat. p. 119. — Meckel's Angabe, dass die Kaninchen keinen Ext. halluc. long. besitzen, müssen wir beipflichten. Nach ihm ist er vorhanden beim Hamster,

Ext. hall. long. verschwand, so hat er sich beim Meerschweinchen auch bei Dasyprocta Aguti nach Cuvier trotz des Fehlens der ersten Zehe erhalten (siehe Meckel) (Fig. 12). Im Ursprung verhält er sich normal, seine Sehne verläuft über die des Tib. ant. zur medialen Fläche des Os naviculare, wo sie durch einen Bandapparat befestigt ist, und inserirt an der Dorsalfläche der zweiten Zehe, welche ausserdem noch eine Sehne vom Ext. digit. comm. long. erhält. Das typische Verhalten des N. peron. prof. (*nppr*) im Verlaufe zwischen Tibialis ant. und Ext. hall. long. gibt uns ein Kriterium an die Hand für die Deutung der Muskeln.

Der Theil des Extensor digitor brevis, welcher bei den Nagern auf den Fussrücken zu liegen kam, besteht aus Bäuchen für die drei medialen Zehen. Die Selbständigkeit dieser Muskeln kann sehr beeinträchtigt werden, in Folge dessen diese zuweilen übersehen sind. Myoxus hat Muskeln für die erste bis dritte Zehe. Bei Mus decumanus besitzen nur die zweite und dritte Zehe ziemlich selbständige Muskeln; für die erste Zehe konnte ich keinen auffinden. Beim Kaninchen sind die Endsehnen des Ext. brev. mit denen des long. stark verwachsen. Der Muskelbauch ist sehr schwach entwickelt und erstreckt sich vom Fussrücken nur eine kleine Strecke weit selbständig distalwärts (Fig. 17 *Ebr*).

b) Nerven. Der Nervus peroneus[1] entsendet bei Cavia (Fig. 12 *np*) an der Seitenfläche des Unterschenkels einen Ast zum lateralen Fussrand (Fig. 13 *nf*); darauf tritt er, wie bei allen Nagern, gleichmässig zwischen den Peron. long. und die tiefere Muskelgruppe der Peronei, um in seine Endäste zu zerfallen (Fig. 12, 14, 16).

1) Der N. peron. superf. (Fig. 16 *nps*) trennt sich früh vom Stamme, verläuft zwischen den besagten Muskeln medial- und distalwärts zum vorderen (medialen) Rande des Peron. long. In der distalen Hälfte des Unterschenkels durchbohrt er die Fascie und tritt zum Fuss-

---

Eichhörnchen, Aguti, Meerschweinchen, Paca und der Capratte. Cuvier bildet beim Biber einen Sehnenaustausch der Ext. hall. long. und dig. comm. long. ab (Pl. 222). Dieses Verhalten treffen wir auch in anderen Säugethierabtheilungen an. Bevor man dasselbe jedoch als Argument eines früheren Zusammenhanges der zwei Muskeln aufführt, bedarf es noch genauerer Untersuchungen.

[1]) Nur bei W. Krause findet sich eine Beschreibung des N. peron. beim Kaninchen. Diese stimmt mit meinen Beobachtungen im Grossen überein, über den N. peron. prof. fehlen jedoch jegliche Angaben. Der Nerv. peron. superf. verbreitet sich an allen Zehenseiten (Krause).

rücken und an die Zehenränder. Hier suchen wir ihn später wieder auf.

2 Rami musculares. Die für den Tib. ant. und Ext. digit. long. bestimmten Nerven wenden sich medialwärts zu ihren Gebieten. Die Aeste für die tiefen Peronealmuskeln Peron. brev. und Ext. brev. dig. IV—V zweigen sich vom N. superf. oder direct vom Stamme ab. Bei der Ratte und beim Kaninchen enden die Nerven in den Muskeln, bei Myxous und Cavia hingegen verläuft ein langer dünner Nerv zum Fusse herab. Bei Myoxus wendet sich derselbe (Fig. 14 *npra*) um die Oberfläche des Ext. brev. dig. V zu dessen hinterer Fläche und hinter den Mall. ext. Er gelangt auf den Fussrücken medial von der für die Sehne des Peron. long. am Calcaneus bestimmten Rinne, gibt hier einen feinen Ast zum lateralen Fussrand ab und endet als Hautnerv im vierten Spatium interphal. (Fig. 15 *npra*)[1]. Bei Cavia (Fig. 12 *npra*) findet sich ein homologer Nerv, doch dringt derselbe in den Muskelbauch für die vierte Zehe ein und erscheint an dessen lateraler Fläche wieder. Auf dem Fussrücken treffen wir den Nerven gleich wie bei Myox., medial von der Furche des Peron. long. am Calcaneus an. In der Mitte des Metatarsale endet der Nerv. Den Verlauf des letzteren durch den Unterschenkelmuskel benutzten wir zum Beweise dafür, dass jener Muskel aus dem Ext. brev. digit. IV und V bestehe. Ein Vergleich mit dem Nervenverlaufe bei Myoxus wies uns auf diese Deutung hin.

c) Der Nervus peroneus profundus (Fig. 12, 14, 16, 17 *nppr*) ist bei allen Nagern, die ich untersuchte, vorhanden; er innervirt gleichmässig die auf dem Fussrücken befindlichen Bäuche des Ext. brev. digit.; die Vertheilung seiner sensiblen Fasern für die Hautränder der Zehen ist bei den verschiedenen Thieren eine sehr differente. Bei Myoxus, bei der Ratte und bei Cavia ist der Nerv ansehnlich, er schlägt sich um den Rand des Ext. hall. long. herum zu dessen unterer Fläche. Beim Kaninchen ist der Nerv äusserst schwach entwickelt, was mit der Rückbildung des Ext. brev. am Fussrücken zusammenhängen mag. Er gibt bei diesem Thiere auf dem Tarsus einen feinen Ast zum Muskel (Fig. 17 *o*) und einen bis zur Basis des Metat. III verlaufenden Nerven ab. Am Unterschenkel liegt der Nerv auf der lateralen Fläche des Tib. ant.

Versorgung der Zehenränder: Selbst die wenigen Unter-

[1]) Der Nerv (*npra*) schien mir auf dem Fussrücken feine Aeste zum Ext. brev. digit. III und II zu senden. Ich hatte es aber mit so zarten Verhältnissen zu thun, dass ich nicht für die Sicherheit der Beobachtung einstehen kann.

suchungen, welche ich bei Nagern unternommen habe, deuten auf eine überaus grosse Schwankung in der Betheiligung der Hautnerven des Fussrücken hin. In dieses Gebiet gelangen:

a) Nervus peroneus superficialis (*nps*),

b) Nervus peroneus profundus (*nppr*),

c) Nervus peroneus prof. accessorius (*npra*),

d) Nervus cutaneus fibularis (*nf*, communicans).

Myoxus (Fig. 15). Am äussern Fussrande und an den einander zugekehrten Rändern der fünften und vierten Zehe verzweigt sich der N. peron. prof. accessor. (*npra*), im dritten Spatium interphalangeale der N. peron. superf. (*nps*), im zweiten und ersten Spat. interphal. der N. peron. prof. (*nppr*).

Cavia (Fig. 13). Am lateralen Fussrande (vierte Zehe) verzweigt sich der N. cutan. fibularis (*nf*), im dritten Spat. interphal. der N. peron. superf., im zweiten Zwischenzehenraume endet der N. peron. prof. Der N. prof. accessor. besass wahrscheinlich zum lateralen Fusse dieselbe Beziehung wie bei Myoxus, aber mit dem Zugrundegehen der fünften Zehe ist von dem Nerven nur der Theil bis auf die Basis des Metat. IV übrig geblieben (Fig. 12). Vom N. prof. habe ich bei Cavia keine Aeste wahrnehmen können, die für die mediale Fläche der zweiten Zehe bestimmt gewesen wären.

In der Vertheilung der Nerven für das zweite und dritte Spatium interphal. stimmen Myoxus und Cavia überein. Anastomosen zwischen dem N. superf. und prof. sind mir nicht zu Gesicht gekommen.

Bei Lepus cunicul. (vergl. KRAUSE) übernimmt der N. peron. superf. die Versorgung des ganzen Fussrückens, auch des lateralen und medialen Fussrandes.

Die Resultate meiner Beobachtungen an den Nagethieren lassen sich etwa in folgender Weise kurz zusammenfassen:

1) Der Peron. long. entspringt in der Regel vom Capitulum fibulae oder dem Cond. lat. der Tibia. Seine Fasern erstrecken sich zuweilen weiter distalwärts längs des Ligam. intermusculare laterale. Die Sehne liegt hinter dem Mall. ext. in einer besonderen Scheide oder sogar in einer tieferen Furche. In der Insertion finden sich gleiche Verhältnisse wie bei den Carnivoren, auf welche ich verweise.

2) Die tiefe Schicht der Peroneusgruppe besteht da, wo eine fünfte Zehe vorhanden, aus dem Peron. brev. und dem Ext. brev. digit. IV—V. Letztere fassen die Sehne des ersteren zwischen sich

und liegen mit ihren Bäuchen lateral- und proximalwärts. Bei Cavia ist der Ext. brev. dig. IV proximal mit dem Ext. brev. dig. V verwachsen, distal ist er zu Grunde gegangen. Der Ext. brev. für die medialen Zehen lagert auf dem Fussrücken. Seine Endsehnen erhalten zuweilen nahe Beziehung zu denen des Ext. long. und verwachsen mit ihnen. Dann stellt der Muskel ein einheitliches Gebilde dar (Kaninchen).

3) Der Ext. dig. comm. long. entspringt meist allein vom Condyl. ext. femoris. Sein Ursprung ist jedoch auch auf den Unterschenkel herabgerückt, von dem er selbständig herkommen kann.

4) Der lange Strecker der ersten Zehe entspringt, wenn er vorhanden ist, von der medialen Fibulakante; regelmässig ist er getrennt vom Tib. ant. durch den N. peron. prof. Sein Verhalten zum Nerven gibt Aufschluss darüber, ob er bei den einzelnen Objecten vorhanden ist (Kaninchen).

5) Der N. peron. superf. verläuft regelmässig zwischen dem Peron. long. und den tiefen Muskeln derselben Gruppe.

6) Der Muskelast für die tiefen Peronealmuskeln entsendet über die Oberfläche des Ext. brev. dig. V den N. per. prof. accessor. zum Fusse, derselbe liegt hinter dem Mall. ext., bedeckt von den Sehnen jener Muskeln. Am Fusse steht er zur Haut der Zehen in Beziehung, kann aber dieselbe gänzlich aufgeben (beim Kaninchen am Unterschenkel, bei Cavia auf dem Metatarsus endend).

7) Der N. peron. prof. verhält sich wie bei den Carnivoren, d. h. er dringt am medialen Rande des Ext. hall. long. auf dessen Unterfläche und gelangt zum Fussrücken, wo er die Haut der Zehenränder in verschiedener Weise versorgt, auch kann er rückgebildet sein und dann nur den Ext. brevis innerviren (Kaninchen).

8) Die Haut der Zehenränder versorgen drei Nerven: a) N. peron. superf., b) N. peron. prof., c) N. prof. accessorius (an den Fussrändern verbreitet sich zuweilen der Nervus saphenus und cutaneus fibularis).

Die äussersten Grenzen der Verbreitungen sind folgende: Der Nerv *a* innervirt den ganzen Fussrücken (Kaninchen) oder ist nur auf das Spatium interphal. III (Cavia), oder das Sp. II (Myoxus) beschränkt; der Nerv *b* übernimmt bei der weitesten Ausbildung den medialen Fussrand und das Spat. interphal. I (Myoxus) oder nur letzteres (Cavia) oder er ist verkümmert (Kaninchen); der Nerv *c* verzweigt sich im Spat. interphal. III u. IV (Myoxus) oder er ist ganz

zurückgetreten auf den Metatarsus bei Cavia, auf den Unterschenkel bei Lepus caniculus).

---

**Carnivora.** a) Muskulatur. Während die Raubthiere nach einigen Richtungen eine ganz eigene Differenzirung genommen haben, schliessen sie sich in anderen Punkten eng an die Nagethiere an[1].

Die Peroneusgruppe umfasst den Peroneus longus, Peron. brevis und Extensor brevis digiti quinti.

Peroneus longus (Fig. 18, 24, 26 *pl*). Ursprung: übereinstimmend bei allen Carnivoren von der lateralen Fläche des Capitulum fibulae und von der Fascia cruris[2], in mehr oder weniger grosser Ausdehnung. Die Ursprungsfasern von der Fascie reichen meist bis zur Hälfte des Unterschenkels herab, so bei Nasua, Meles, Mustela. Bei Nasua und einem jungen Dachse erstrecken sich die proximalen Fasern längs des Ligam. laterale ext. fast bis zum Cond. ext. hinauf, beim erwachsenen Dachse beschränken sie sich auf das Capitulum[3]. Ein zweiter Kopf gesellt sich bei Mustela (Fig. 18 *a*) und Felis leo hinzu, welcher distal vom Köpfchen der Fibula entspringt und durch den N. peroneus *np*) vom andern Kopfe getrennt ist. Derselbe erstreckt sich bei Felis domest. und Canis vulpes auf das Ligam. intermusculare laterale.

Die Sehne verläuft bei allen Carnivoren über die Vorderfläche des Mall. ext. (Fig. 18, 19, 24, 26 *me*). Hier wird sie entweder durch starke Bandmassen befestigt oder sie ist in einer tiefen Rinne gelegen (Nasua, Canis famil. et C. vulpes). Im ersteren Falle finden sich nur undeutliche Eindrücke am Knochen (Mustela, Meles vulgaris und wohl auch bei allen jungen Exemplaren)[4].

[1] Ich habe folgende Thiere untersuchen können: Felis Catus domest., Felis leo (neonat.), Canis familiaris, Canis vulpes, Meles Taxus (junges und erwachsenes Exemplar), Nasua socialis, Mustela foina.

[2] Meckel (l. c.) gibt ein Gleiches beim Procyon an (p. 628).

[3] Nach Meckel entspringt der Peroneus longus beim Marder, der Hyäne, dem Bären, Coati vom äusseren Oberschenkelknorren, bei Lutra von diesem und dem Wadenbeine. Nach Humphry (Journal of Anat. Vol. II. p. 317) und Lucae Phoca vitul. u. Lutra vulg. Knochen und Muskelskelet. Senk. naturforsch. Gesellsch. Bd. IX) entspringt bei Phoca der Muskel gleichfalls vom Condyl. ext. femor. und der Fibula. Die Sehne inserirt an der Basis des Metatarsale I (Lucae). Auf der Tafel X Fig. 5 *b* ist der Verlauf in einer eigenen Furche über den Mall. ext. richtig dargestellt. Meine Beobachtungen weisen darauf hin, dass der hohe proximale Ursprung keine Eigenthümlichkeit der Carnivoren bildet.

4 Cuvier (l. c. Pl. 104) bildet den Sehnenverlauf in der beschriebenen Art von Mustela foina ab, Strauss-Dürkheim von der Katze.

Verlauf und Insertion der Peroneussehne verdienen eine genauere Besprechung: sie wendet sich vom Unterschenkel zur lateralen Fläche des Calcaneus, wo sie in einer tiefen Rinne gelegen ist; von hier verläuft sie, immer in dieselbe Scheide gehüllt, zur Seiten- und Plantarfläche des Os cuboides und zur Planta pedis. Am Würfelbein ist die Sehnenscheide in ein dorsales und ein plantares Fach getheilt, und zwar dadurch, dass sich von der Sehne selbst nach allen Richtungen Faserzüge abzweigen, an das Metatarsale V, an das Os cuboides, das Os calcaneum und an die Wände der Sehnenscheide. Bei dem jungen Fuchse und jungen Hunde zweigen sich sehr starke Fasern ab zum Würfelbein und zur Basis der Metat. V und IV. Wir werden lebhaft an die Verhältnisse von Ornithorhynchus erinnert. Auch beim jungen Dachse findet ein Gleiches statt, nur dass sich gleichzeitig noch Faserzüge zu den Basen des dritten und vierten Metatarsale begeben, auch zur medialen und lateralen Plantarfläche des Os cuboides verlaufen [1]).

Die Peroneusgruppe umfasst bei den Carnivoren noch den Peroneus brevis und den Extensor brevis digiti V (Fig. 19, 24, 26 *pbr*; *Ed* V). Da, wo der Peron. brev. als aus zwei Köpfen bestehend beschrieben ist (Meckel: Hyäne), handelt es sich stets um die zwei, meist getrennten, tiefen Peronealmuskeln. Nur bei Mustela fand sich noch ein dritter besonderer Muskel. Im Ursprunge hing er eng mit dem Ext. brevis digiti V zusammen (Fig. 19 *m*) und befestigte sich selbständig an die hintere und seitliche Fläche des Mall. ext. Seinem ganzen Charakter nach ist der Muskel ein in der Insertion selbständig gewordener Theil des kurzen Strecker der fünften Zehe.

Der Peroneus brevis (*pbr*) [2]) entspringt sehr kräftig von der

---

[1]) Aehnliche Beobachtungen, wie die soeben angeführten, sind schon seit langer Zeit gemacht worden. Meckel (p. 625) erwähnt die Anheftung der Sehne an mehrere Mittelfussknochen; bei der Hyäne waltet die Eigenthümlichkeit ob, dass die Sehne nur an den Höcker des Metatarsale V sich begibt, kurz hinter der des Per. brev. (p. 628). Humphry erwähnt bei Phoca eine einfache Insertion der Sehne an das Metatarsale I (Journ. of A. and Ph. Vol. II); während Carus und Otto die Sehne bei Phoca foetida zur Rückenfläche des Würfelbeins gelangen lassen (Taf. z. vergl. An. Leipzig 1826, H. 1, p. 19). Macalister: the muscul. Anat. of the Civet and Tayra (Proc. of the Royal Irish Ac. Vol. I, Ser. II, p. 512). Bei beiden Thieren inserirt der Per. long. am fünften und ersten Metat.

[2]) Meckel (vergl. Anat.): Der Per. brev. besteht beim Coati, Procyon, Seehund, Marder und Bären aus zwei Muskeln, von denen der obere an die

vorderen und seitlichen Fläche der Fibula. Seine Fasern erstrecken sich bei allen Carnivoren distalwärts bis etwa zum unteren Viertel des Unterschenkels, proximalwärts reichen die Fasern nur bei Meles (Fig. 21) bis zum Köpfchen der Fibula, beim jungen Löwen und bei Nasua (Fig. 26) bis zum oberen Fünftel, beim Marder Fig. 19 und Hunde bis zum proximalen Drittel. Am meisten ist sein Ursprung bei der Katze Fig. 24 (s. Strauss-Dürkheim) auf den distalen Theil des Unterschenkels beschränkt. Proximal liegen die Muskelfasern medialwärts, weiter distal kommen sie mehr auf die hintere Fläche zu liegen. Marder und Dachs (erwachsen) erhalten von dem Condyl. extern. der Tibia einen langen, anfangs sehnigen, Ursprungskopf, welcher erst im oberen Drittel sich mit dem anderen vereinigt (Fig. 19 *x*). Unter ihm verläuft der N. per. mit seinen Endästen.

Die tibiale Ursprungssehne ist zwischen dem Peron. long. und Tib. ant. gelegen. Da beim neugebornen Dachse diese Sehne fehlt, beim erwachsenen Thiere dagegen mächtig ausgebildet ist, da ferner der N. per. bei den Monotremen, Marsupialien und Nagethieren sehr constant auf dem Peron. brev., aber unter dieser tibialen Ursprungssehne, sich befindet, so ist letztere vermuthlich etwas später Erworbenes[1]).

Die Befestigung des Peron. brev. an die Tuberositas Metatars. V ist eine durchgreifende Erscheinung unter den Carnivoren (ausgenommen Viverra civetta. Devis).

---

zwei ersten Glieder der fünften Zehe sich begibt, 'er »ist also eigener Strecker geworden«. Dieser Muskel ist nach unserer Auffassung stets der Strecker der fünften Zehe gewesen. »Der untere, von den unteren $^2/_3$ entsprungene geht an den fünften Mittelfussknochen und durch Sehnenzipfel an die äusserste Sehne des langen Zehenstreckers«. p. 628. Dieser ist der eigentliche Peroneus brevis. Diejenigen Fasern, welche von seiner Sehne an die des langen Streckers gehen, gehörten sicher ursprünglich dem Ext. brev. digiti V zu. Bei Devis (Notes on the Myology of Viverra civetta. Journal of Aant. and Phys. Vol. II, 1868, p. 216) findet sich die auffallende Bemerkung, dass bei Viverra civetta die Sehne des Peroneus brevis gemeinsam mit der des Peroneus longus quer über die Sohle zur Basis der grossen Zehe verläuft. Hier haben wir es sicher mit einem secundären Zustande zu thun. Dieser gibt uns wiederum ein Zeugniss für die erworbenen Beziehungen der Sehnen zu fremdartigen Apparaten, und dürfte uns daher für unsere Auffassung über die Entstehung des plantaren Verlaufes des Peroneus longus willkommen erscheinen.

Bei Phoca vit. entspringt der Peron. brev. und Ext. brev. dig. V von der vorderen und hinteren Seite des proximalen Drittels der Fibula Humphry l. c..

[1]) Würden sich primitivere Zustände auffinden lassen, in denen der N. peron. unter dem Peron. brev. und Ext. brev. dig. V sich befände, so würde die Sehne *x* als ein Ueberbleibsel dieser Einrichtungen aufzufassen sein.

Extensor brevis digiti quinti (*Ed* V). Charakteristisch is für ihn, bei den von mir untersuchten Carnivoren, 1) seine Selbständigkeit, 2) seine laterale Lage vom Peron. brev., 3) sein weit proximalwärts liegender Ursprung.

Ursprung: bei Meles (jung und alt) (Fig. 21), Felis leo (Fig. 26) und beim Fuchse vom Capitulum bis zur Mitte der seitlichen und hinteren Fibulafläche; bei Felis domest. (Fig. 24) und Mustela (Fig. 19) im zweiten Viertel. Sehr häufig ist der Muskel mit den Beugern verwachsen, seine Sehne befindet sich mit der des Peron. brev. in einer Scheide hinter dem Mall. ext., und inserirt an den Phalangen der fünften Zehe[1]).

Extensor digitorum comm. longus (*Edl* Fig. 19, 24). Ursprung: bei allen untersuchten Thieren vom Cond. ext. des Oberschenkels, zuweilen auch auf den Unterschenkel sich erstreckend; die lange Sehne verläuft frei über das Kniegelenk und den Condyl. ext. tibiae zum Unterschenkel. Am Fusse ist die Sehne durch eine von der Aussenfläche des Calcaneus kommende Schleife befestigt. Insertion: Phalangen der zweiten bis fünften Zehe. Als einzige Abweichungen von diesem einfachen Verhalten sei eines accessorischen Bündels von der unteren Hälfte der medialen Fibulakante beim erwachsenen Dachse erwähnt. Beim Fuchse fand ich die Sehne mit der Kniegelenkkapsel verwachsen[2]).

---

[1]) Bei Viverra civetta entspringt der Muskel von der Mitte der Aussenfläche des Fibulaköpfchen und eine Strecke tiefer herab (Devis: Journ. of A. and Phys. Vol. II. p. 216). Beim Marder entspringt der Muskel von der Mitte des Wadenbeins (Meckel's vergl. An.); bei Lutra vulgaris von der oberen Hälfte der lateralen Seite der Fibula (Lucae: Senkenb. naturforsch. Gesellsch. Bd. IX). Cuvier bildet den Ursprung des Muskels vom Unterschenkel ab bei: Ursus (Pl. 85), Mustela (Pl. 108), Viverra genetta. Bei Canis vulpes fand ich linkerseits ein eigenes Verhalten: Die Sehne des Ext. brev. dig. V durchdringt hinter dem Mall. ext. die des Peron. brev. Diese Thatsache erklärt sich nach meiner Ansicht wieder durch die Annahme eines ursprünglichen Zusammenhanges beider Muskeln: Der feine schlingenförmige Theil der Sehne des Peroneus br. ist ein Theil des Ext. brev. dig. V, welcher proximal und distal mit der Sehne des Peron. brev. verwachsen ist.

[2]) Nach Meckel entspringt der Muskel vom Oberschenkel bei Mustela martes, Lutra, Procyon, Bär, Hyäne, Hund. Vom Unterschenkel kam der Muskel beim Coati. Bei Lutra ist nach Lucae der Ext. digit. long. auf die innere und vordere Seite der Fibula gerückt, besitzt aber auch noch vom Oberschenkel einen Ursprungskopf; Phoca stimmt mit diesem Verhalten überein; bei Viverra civetta entspringt der Ext. digit. comm. long. von der vorderen und äusseren Fläche des Condyl. lateralis der Tibia (Devis: Journ. of A. and Phys. Vol. II. 68. p. 217).

Extensor hallucis longus (*Ehl*). Wo der Muskel vorhanden, ist er nur schwach entwickelt. Sein Ursprung nimmt regelmässig die Mitte der medialen Fibulakante ein. Seine Fasern schliessen sich meist unmittelbar an diejenigen des Tib. ant. an und alterniren mit denen des Peron. brev. (Fig. 19, 21, 26). Die Grenze zwischen Tib. ant. und ihm deutet der N. peron. prof. an. Insertion: Phalangen der ersten Zehe: beim Hunde zu den Phal. der zweiten Zehe (die erste fehlt).

Auffallend ist das Fehlen des Ext. hall. long. beim Canis vulpes und Felis leo (Fig. 26), während Katze (Fig. 24) und Hund einen solchen besitzen; bei ersterer ist er mit dem Tib. ant. verwachsen, bei letzterem selbständig. Schon bei einem c. 10 cm langen Katzenembryo fand ich das gleiche Verhalten[1].

Dem Tib. ant. dient bald nur die Vorderfläche der Tibiacondylen und das Cap. fibulae, bald auch die mediale Kante des letzteren Knochen zum Ursprunge; bei Felis leo, wo ein Ext. hall. long. fehlte, reichen die Fasern bis in das distale Drittel hinab.

Der Extensor digitor. brevis (*Edbr*), welcher mit seinen Bäuchen auf die Dorsalfläche des Fusses reicht, entspringt von der lateralen Fläche des Calcaneus und besonders ausgesprochen bei den Felinen weiter distal vom Os cuboides und den Basaltheilen der Metat. 2, 3 und 4[2]. Regelmässig kommen auch Fasern von dem Halteband des M. ext. digit. comm. long. her. Einige Besonderheiten verdienen kurze Berücksichtigung:

Der Muskelbauch für die mediale zweite Zehe theilt sich bei Felis leo (Fig. 26 *b*) in drei Sehnen, von welchen die medial gelegene zur medialen Fläche der Basis der Grundphalange geht, die zwei

---

[1] Als Bestandtheil der Muskulatur gibt Meckel einen Ext. hall. long. beim Bär, Waschbär und Coati an; ob ein solcher bei den Felinen oder Caninen vorhanden, darüber fehlen bestimmte Angaben. Beim Coati und Waschbär liegt der Ursprung (Meckel) hoch oben am Wadenbeine, beim Bären im mittleren Drittel, bei Lutra (Lucae) am Ligam. interosseum. Bei Viverra civetta (Devis: Journ. of An. Vol. II. p. 216) inserirt der Ext. hall. proprius, der in der Mitte der vorderen und inneren Kante der Tibia entspringt, am Hallux und an der vierten Zehe. Nach Cuvier (Pl. 122) ist der Muskel beim Hunde mit dem langen Strecker der zweiten Zehe verwachsen; dem Löwen fehlt er.

[2] Hieran schliessen sich auch die Beobachtungen über Viverra civ. an (Devis), bei der der Ext. brev. digit. vom Ligam. annulare und dem Tarsus und Metatarsus entspringt (Journ. of A. Vol. II. p. 217). Bei Phoca fehlt nach Humphry ein Muskelbauch für die dritte Zehe (Journ. of Anat. and Phys. Vol. II. 1860. p. 318).

anderen dagegen zur Dorsalfläche. Erstere stellt vielleicht einen Rest für die verkümmerte erste Zehe dar.

Bei den untersuchten Caninen ist der Muskelbauch für die zweite mediale Zehe in zwei Köpfe getrennt, welche bei Canis fam. gleich stark sind; während bei Canis vulpes der laterale nur ein feines Bündel darstellt. Beide sind getrennt durch den N. per. prof. (Fig. 28 *nppr*). Der mediale Kopf (Fig. 28 *m*) entspringt von der unteren Fläche des Haftbandes für den Ext. digit. comm. long., sein Ursprung medial und unter dem Nerven ist eine secundäre Erscheinung.

Der Ext. digit. brev. auf dem Fussrücken besteht aus Bäuchen für alle mit Ausnahme der lateralen Zehe. Sehr häufig ereignet es sich unter den Carnivoren, dass vom einen Muskelbauche des Ext. brev. Faserzüge zu den benachbarten Zehen verlaufen[1]. Hiefür werde ich später eine Erklärung zu geben versuchen.

b) Nerven. Der N. peron. (*np*) ist bei Felis leo und F. dom. an der Seitenfläche des Unterschenkels von einigen Bündeln des M. gastrocnemius bedeckt. Bei allen Carnivoren dringt er unterhalb des Capit. fibulae zwischen den Peron. long. und brev. ein und theilt sich sofort in seine Endäste:

1) N. peron. superf. (*nps*). Bei allen untersuchten Raubthieren (Mustela ausgenommen) gelangt der Nerv, nachdem er einen constant vorhandenen Ast zum Ext. brev. dig. V und Peron. brev. abgegeben hat, zwischen dem Peron. long. und brev. gelagert, an die mediale Kante des ersteren Muskels. Er durchbohrt die Unterschenkelfascie, um uns später wieder auf der Dorsalfläche des Fusses zu begegnen. Bei Mustela foina (Fig. 18) ist ein abweichendes Verhalten zu beobachten: der Nerv zerfällt sogleich nach seinem Ursprunge vom Stamme in zwei gleich starke Stämme. Der eine von ihnen verhält sich dem bei den übrigen Carnivoren (Fig. 18 *a*) gleich, der andere (*b* Fig. 18) jedoch durchbohrt den mächtigen Kopf des Peron. long. (*pl*) in schräger Richtung. Im distalen Viertel des Unterschenkels vereinigen sich die Nerven *a* und *b* und treten als Ein Nervenstamm zum Fussrücken, wie bei den übrigen Carnivoren.

2) Rami musculares. Die Aeste für den Ext. brev. digit. comm. longus und Tib. ant. ziehen zwischen den Peronei medialwärts, bei Mustela und Meles (adult.) unter dem accessorischen sehnigen Kopfe

[1] Beim jungen Dachse z. B. spaltet sich der Ext. digit. brev. in je einen Bauch für die erste und dritte, in je zwei für die zweite und vierte Zehe. Es zeigen dabei die lateralen Bündel der zweiten und vierten einen engeren Zusammenhang mit dem Bauche für die erste und dritte Zehe.

des Peroneus brevis Fig. 19 *x* in ihre Gebiete. Der Peron. long. erhält gleich beim Eintritte des Nerven zwischen die Muskeln einen oder mehrere Zweige.

Der Nerv für den Peron. brev. und Ext. brev. digiti V *npra* Fig. 21, 24, 26 ist ein Ast des N. peron. superf. Am vorderen medialen Rande des Ext. brev. dig. V gibt er Aeste an die zwei Muskeln, dringt zwischen diese hindurch, um an der hinteren Fläche des Peron. brev. wieder zum Vorschein zu kommen. Er tritt hinter dem Mall. ext. *mc*, bedeckt von den Sehnen der tiefen Perouealmuskulatur, zur Seitenfläche des Calcaneus. So verhält es sich bei Nasua socialis, Meles, Felis domest. und F. leo; bei Mustela Fig. 19 dagegen endet der Nerv proximal vom Mall. ext. im Muskel. Auch beim Hunde konnte ich den homologen Nerven nicht bis auf den Fussrücken verfolgen. Auf dem Fussrücken verhält sich der Nerv sehr verschieden: bei Nasua ist er sehr mächtig, von seinen zwei Endästen gelangt der eine längs des vierten Intermetatarsalraumes zu den einander zugekehrten Hauträndern der vierten und fünften Zehe, der andere dagegen zum lateralen Fussrande Fig. 23 *npra*. Mit Sicherheit war es nicht zu bestimmen, ob Aeste zum Ext. brev. digit. gelangen. Bei Meles Fig. 21, Felis domest. Fig. 24 und F. leo Fig. 26 dringt der Nerv am Seitenrande des Ext. brev. digit. comm. ein, versorgt diesen und endet etwa in der Mitte des Metatarsus im vierten Spatium intermetatarsale.

3. Der N. peron. prof. (*nprp* ist bei allen Carnivoren vorhanden. Verlauf: zwischen Peron. long. und den tiefen Peronealmuskeln nach vorn und innen unter den Ext. digit. comm. long., bei Meles, Mustela und Nasua auch unter dem sehnigen tibialen Ursprunge des Peron. brev. (*x* Fig. 19), darauf zur Vorderfläche des Ext. hall. long. Nachdem er an den Muskel Aeste abgegeben, dringt der Nerv zwischen ihm und Tib. ant. *ta* in die Tiefe. Weiter distal erscheint er zwischen Extensor digit. long. und Ext. hall. long. auf der Membrana interossea wieder und erreicht darauf den Fussrücken. Er gibt hier Zweige an den Ext. brev. ab und entsendet in verschiedener Weise seine Endäste in die Intermetatarsalräume und an die Haut der Zehenränder. Indem er die vom N. peron. superf. frei gelassenen Ränder versorgt, steht er mit jenem in innigster Wechselbeziehung, wovon weiter unten die Rede sein wird. Bei denjenigen Thieren, bei welchen der Ext. hall. long. zu Grunde ging (Felis leo und Canis vulpes) verläuft der N. per. prof. über den fibularen Ursprung des Tib. ant. Fig. 26 *nppr*. Da, wo der

Ext. hall. long. mit dem Tib. ant. verwachsen ist (Felis domest.), findet sich der Nerv in typischer Art zwischen diesen zwei Muskeln (Fig. 24).

Bei Canis vulpes, Felis leo und Nasua werden vom N. perön. prof. feine Nerven zu dem zweiten und dritten Intermetatarsalraume abgegeben, die jedoch nicht über deren Mitte hinweg zu verfolgen sind; nur beim Fuchse verlief ein feiner Nerv im zweiten Intermetatarsalraume weiter distalwärts bis zu den Grundphalangen der zweiten und dritten Zehe (Fig. 28 *q*).

Bei Felis leo und Nasua bestehen zwischen dem N. peron. prof. und superf. starke Anastomosen.

Zur Haut des Fussrückens treten, gleich wie bei den Nagern, drei Nerven a) der N. peron. superf. (*nps*), b) der N. peron. prof. (*nppr*), c) der zwischen dem Peron. brev. und Ext. brev. digiti V zum Fusse herabsteigende N. prof. accessorius (*npra*).

Nasua socialis (Fig. 23): der N. superf. verzweigt sich an den aneinder zugekehrten Zehenrändern des ersten und dritten Interphalangealraumes, ein feiner Ast geht mit dem N. saphenus (*ns*) eine Verbindung ein, ein anderer (*b*) verläuft zum N. per. prof. in das zweite Spat. interphal. Am äusseren Fussrande und über dem vierten Intermetatarsalraume entsendet der Nerv zwei Aeste bis zur Mitte des Fusses (*f*). Der N. peron. prof. verzweigt sich an den einander zugekehrten Rändern der zweiten und dritten Zehe und anastomosirt mit dem N. superf. Der N. prof. access. theilt sich in zwei Aeste, für den lateralen Fussrand und die Zehenränder im vierten Spatium interphalangeum.

Meles vulgaris (Fig. 22). Der N. peron. superf. verbreitet sich im ersten und vierten Zwischenzehenraume und entsendet feine Aeste längs des zweiten und dritten Spat. intermetat. bis zu den Grundphalangen. Am medialen Fussrande übernimmt der N. superf. selbständig, am lateralen im Verein mit dem N. cutan. fibular. (Nerv. commun. fibul. des Menschen) die Innervation. Die Endäste des N. peron. prof. verzweigen sich im zweiten und dritten Spat. interphal. als gleich kräftige Nerven. Anastomosen mit dem oberflächlichen Nerven fehlen. Der N. peron. accessor. ist bei Meles nur eine Strecke weit im vierten Intermetatarsalraume verfolgbar, nachdem er Zweige an den Ext. brev. abgegeben hat.

Mustela foina (Fig. 20). Der oberflächliche Nerv verzweigt sich, mit Ausnahme des zweiten Spat. interphal., über den ganzen Fussrücken. Hier besteht zwischen beiden Nerven eine deutliche

Anastomose, die, wie immer, lateral von den Sehnen der Strecker für die zweite Zehe gelegen ist. Eine Strecke weit ist der anastomosirende Ast vom N. superf. an der lateralen Fläche der zweiten Zehe distal zu verfolgen. Der N. prof. accessor. erreicht den Fussrücken nicht.

Bei Felis domest. und F. leo (Fig. 25 und 27) wird der ganze Fussrücken, mit Ausnahme des Spat. interphal. II (das erste vorhandene) vom N. superf. versorgt. Jenes übernimmt der N. peron. prof. Die Zweige für die Fussränder treten in Verbindung mit dem N. saphenus und N. cutan. fibul. Zwischen dem N. superf. und peron. prof. besteht eine starke Anastomose; bei Felis leo erstreckt sich vom Stamme des N. peron. prof. ein Zweig bis zur Mitte des dritten Spat. intermetatarsale. Der N. prof. accessor. verläuft nur eine kleine Strecke im vierten Spat. intermetat. distalwärts, nachdem er die laterale Portion des Ext. brev. am Fussrücken) innervirte.

Die untersuchten Canina stimmen mit den Felina im Verhalten des N. peron. prof. und superf. überein, doch entbehren die ersteren der Anastomose. Beim Hunde gelangt vom Stamme des N. peron. prof. ein Zweig in das zweite Spat. intermetat. bis zu dessen Mitte, ferner ein feines Aestchen zur medialen Fläche des Tarsus.

Nach Darlegung der an den Carnivoren gemachten Beobachtungen gebe ich die Resultate:

1) Peroneus longus. Sein Ursprung unterliegt grossem Wechsel und kommt bald vom Condylus lat. femoris, Capitulum fibulae, bald von der Fascia cruris, auch von dem Tibialis anticus. Ein zweiter Ursprungskopf ist durch den N. peron. vom ersteren getrennt und findet sich bei Mustela und F. leo distal vom Fibulaköpfchen. Die Sehne liegt in einer besonderen Furche auf dem Mall. ext.; sie inserirt in verschiedenster Weise, ausser an der medialen Zehe, an den lateral gelegenen Metatarsalien oder auch am lateralen Fussrande. Die Sehnenscheide ist durch die Sehne selbst in einen dorsalen und einen plantaren Abschnitt geschieden.

2) Vom Extensor brevis digit. comm. hat sich am Unterschenkel nur der Bauch für die fünfte Zehe erhalten, welcher, während die übrigen Bäuche auf dem Fussrücken liegen, vom Peron. brev. getrennt ist. Der sehnige tibiale Ursprung des Peron. brev. (Meles adult., Mustela) ist wahrscheinlich eine secundäre Bildung. Die Extensorbäuche am Fussrücken sind bei den Felina auf den Metatarsus gewandert. Bei den Caninen liegt der mediale Bauch unter dem N. peron. profundus.

3) Der Extensor digit. comm. long. entspringt vom Cond. lateral. femoris: beim Fuchse ist die lange Ursprungssehne mit der Kapsel des Kniegelenkes verwachsen.

4) Der Ext. hall. long. entspringt von der medialen Kante der Fibula, auch der Membrana interossea und Tibia. Mit dem zu Grunde gehen der ersten Zehe ist sein Fehlen nicht nothwendig verknüpft: der Muskel bleibt selbständig oder verwächst mit dem Tib. ant.

5) Der N. peron. superf. verläuft in der Regel zwischen den oberflächlichen und tiefen Muskeln der Peroneusgruppe; beim Marder dagegen durchbohrt ein Theil von ihm den M. peron. long.

6) Der Muskelast zum Peron. brev. und Ext. brev. digit. V dringt am medialen Rande des letzteren zwischen beide ein und verläuft als N. prof. accessorius zum Fussrücken, wo er den Ext. brev. versorgen kann und als Hautnerv an die Zehenränder sich begibt, oder aber bereits in der Mitte des Metatarsus, sogar schon am Unterschenkel enden kann.

7) Der N. peron. prof. ist stets vorhanden und dringt regelmässig zwischen dem Ext. hall. long. und Tib. ant. ein. Dieser Umstand dient zum Kriterium für das Fehlen oder Vorhandensein der Muskeln. Er innervirt den Ext. hall. long. und am Fusse den Ext. brevis digit., an den Hauträndern der Zehen variirt seine Verbreitung.

8) An der Hautinnervation des Fusses und speciell der Zehen betheiligen sich: a) der N. peron. superfic., b) der N. peron. prof., c der Nerv. prof. accessor., d) der N. cutan. fibul. und e) N. saphenus. Es besteht zwischen den drei ersteren eine Wechselbeziehung, indem einer den anderen mehr oder weniger vertreten kann. Bei der höchsten Entfaltung übernimmt der Nerv a) die Fussränder und das erste, dritte, vierte Spat. interphal.; seine Einschränkung geht bis auf das erste und dritte Spat. Der Nerv b) versorgt bei der mächtigsten Entfaltung das Spat. interphal. II und III; nur aus dem dritten kann er zurücktreten. Der Nerv c) endlich beschränkt sich auf den lateralen Fussrand und das vierte Spat. interphal., oder er fehlt ganz.

---

Unter den Edentaten und Insectivoren habe ich keine eigenen Untersuchungen angestellt. In der Anordnung der Muskulatur, sowie sie von den Autoren beschrieben ist, reihen sich beide Ordnungen näher den Carnivoren als den Nagethieren an, in einigen Punkten stehen die Edentaten zwischen jenen.

Der Ursprung des Ext. digit. comm. long. befindet sich bei Talpa europ., gleich den Carnivoren, am Oberschenkel; unter den Edentaten desgl. beim Ai MECKEL, während der Muskel beim Ameisenfresser vom Unterschenkel entspringt[1]).

Bei den Insectivoren und Edentaten findet sich nur noch der kurze Strecker der fünften Zehe Peroneus III: MECKEL, HUMPHRY am Unterschenkel (Talpa, Myrmecophaga, Ai). Bei Dasypus reichen seine Fasern bis zum Oberschenkel hinauf, beim Ai hingegen ist der betreffende Muskel bis auf den äusseren Knöchel gerückt. CUVIER (Leçon's pag. 542) gibt für den Ai zwei Muskeln an. Nach den Angaben bei HUMPHRY[2]) ist der kurze Strecker der vierten Zehe bei Orycteropus und Manis in zwei Portionen getrennt, welche am Unterschenkel und Fussrücken sich befinden. Diese Anordnung schliesst sich den Carnivoren wie auch den Nagern an.

In der Insertion des Peroneus longus walten gleiche Zustände wie bei den Carnivoren. So geht die Sehne bei Orycteropus, beim Unau und Ai (HUMPHRY) entweder an die Basaltheile aller Metatarsalia oder sogar nur an das rudimentäre Metat. V (Ai). Bei Manis liegt die Insertion am fünften und zweiten Metatarsale.

Die Muskeln der Peroneusgruppe haben bei Talpa europaea ihre ursprüngliche gegenseitige Lage ganz eingebüsst. Von aussen nach innen folgen: der Extensor brev. dig. V, Peron. long., Peron. brev. Der Ext. brev. dig. V ist zwischen die zwei andern lateralwärts gewandert, wie auch noch die Lage seiner Sehne zwischen denen der zwei anderen andeutet. Ausserdem findet sich die Merkwürdigkeit, dass der Peron. long. im Ursprunge zwischen zwei Köpfen des brevis liegt, von welchen der oberflächliche vom Cond. later. femoris herkommt, der tiefe hingegen von der Tibia und dem Cap. fibulae entspringt.

---

[1]) Nach CUVIER (l. c. Pl. 261) entspringt bei Myrmecophaga Tam. der Ext. digit. comm. long. auch vom Oberschenkel.

[2]) Journal of Anat. and Phys. Vol. II. p. 318 und Vol. IV (p. 76). HUMPHRY hat noch die Bezeichnung »Peroneus tertius« beibehalten. Bei Orycteropus (l. c. Vol. II) und Manis dalm. (Vol. IV. Pl. IV. Fig. 2) theilt sich die Sehne des Ext. dig. long. für die zweite Zehe in zwei Bündel, von denen die eine zum Hallux geht. In wie fern diese Thatsache zu verwerthen ist, habe ich bereits angedeutet. GALTON bildet dasselbe von Dasypus sexc. ab. Transact. of the Linnean Society of London. Vol. XXVI.

Von den Prosimiae stand mir nur ein Exemplar von Loris (Stenops) gracilis zur Verfügung. An demselben bestanden so grosse Abweichungen von allen übrigen Säugethierabtheilungen, dass ich es für gewagt betrachten muss, etwa in der Organisation des Stenops etwas Typisches für die Halbaffen erblicken zu wollen. Es ward bei allen Untersuchungen bisher zu wenig Rücksicht auf die Nerven genommen, deren Verlaufsrichtung gerade so grosse Abweichungen zeigt. Mit zu Hülfenahme der Literaturangaben lässt sich immerhin so viel mit Bestimmtheit nachweisen, dass in einigen Punkten die Halbaffen eine ganz besondere Stellung einnehmen und dass bei ihnen diejenigen Zustände sich als flüssig erweisen, welche entweder bei den Nagern oder den Carnivoren fixirt erscheinen.

1) Der Peroneus longus ist gleich wie bei den platyrrh. Affen mit seinen Fasern weit distalwärts gewandert, zum lateralen Rande des Tib. ant. (Fig. 29 *pl*), und zum Ligam. intermusculare (Fig. 30 *pl*). (Siehe Cuvier Pl. 67 und 70, Owen, Murie und Mivart.)

2) Der Ext. digit. long. ist bei Chiromys[1]) und Stenops zweiköpfig. Chiromys stellt insofern ein primitiveres Stadium dar, als der vom Capit. fibulae entspringende Kopf gesondert zur zweiten und dritten Zehe, der von der oberen Hälfte der Fibulakante herkommende Kopf dagegen zur vierten und fünften Zehe verläuft. Nur wenige Bündel spalten sich vom ersteren zum letzteren ab. Bei Stenops (Fig. 30 *Edl*) sind beide Köpfe nur noch proximal getrennt, zwischen ihnen hindurch treten die Nervi peron. superf. (Fig. 29, 30 *nps*) und prof. (*nppr*). Ersterer verläuft um den medialen Rand des Muskels zur vorderen Unterschenkelfläche. Ein Theil des N. peron. superf. (Fig. 29, 30 *m*) hat seine ursprüngliche Lage beibehalten, wie wir sie von Nagern, Carnivoren und Affen kennen.

Der Hauptstamm des oberflächlichen Peronealnerven ist durch die erworbenen Beziehungen der Ursprungsfasern zur Fibulakante und Umlagerung der Fasern des hohen Ursprunges des Ext. digit. long. schliesslich an die mediale Fläche des Muskels zu liegen gekommen. Bei Lemur nigrifr. und Galago crassicaud. (Murie und Mivart s. Anm. 2 auf p. 629) liegen muthmasslich ganz eng hieran sich anschliessende Zustände vor, soweit man aus dem weit auf die Fibula herabreichenden Ursprunge des Ext. digit. long. entnehmen kann.

3) Für die kurzen Streckmuskeln der vierten und fünften Zehe zähle ich folgende Formenreihe auf:

[1] Monograph on the Aye-Aye (Chirom. madag., Cuvier) by Rich. Owen. London 1863. P. 38 und Pl. XIII. Fig. 3.

a) Nach Meckel entspringt beim Maki der Extensor brevis digit. IV und V vom Wadenbeine; ein Gleiches findet nach Burmeister[1]) bei Tarsius statt. Ueber Chiromys gibt Owen uns leider keine genaue Auskunft, nur erwähnt er und bildet die drei medialen kurzen Strecker auf dem Fussrücken ab.

b) Cuvier (l. c. Pl. 70) gibt eine Abbildung vom Maki Vari: demzufolge entspringt der Ext. brev. digit. IV und V vom Unterschenkel, ein Theil vom Muskel der vierten Zehe aber befindet sich schon auf dem Fussrücken. Ein Gleiches findet nach Murie und Mivart[2]) bei Lem. nigrifr. und L. xanthomystax statt.

c) Bei Galago crassicaud., G. garnettii, G. alenii und Nycticebus tardigradus (Murie und Mivart l. c. Pl. VI. Fig. 25 und P. Z. S. 1865 p. 250) entspringt nur noch der Ext. brev. dig. V vom Unterschenkel (er ist von M. und M. als Peroneus dig. V aufgeführt).

d) Bei Loris gracilis findet sich nach Murie und Mivart (l. c.) sowie nach meinen Beobachtungen der Ursprung aller dieser Muskeln am Fussrücken, auch der des Ext. brev. dig. V.

Bei den Halbaffen scheint nach Burmeister, Owen, Murie und Mivart durchgehends am Ext. brev. digit., nachdem er auf den Fussrücken gelangte, noch die Tendenz einer weiteren distalen Wanderung zu bestehen. Bei Tarsius[3]) sind es die Bäuche für die zweite und dritte Zehe, welche sich vom Muskel für die erste Zehe trennten und bis auf den Metatarsus zu liegen kamen. Auch bei Chiromys ist ein Gleiches vorhanden. Bei Loris entspringen die Muskelbäuche für die zweite, dritte und einen Theil der vierten Zehe nach meinen Untersuchungen von den Basaltheilen der Metatarsalien, diejenigen für die fünfte und erste Zehe haben ihre Lage am Calcaneus bewahrt. Darin, dass sich einzelne Bündel des Muskels für die zweite Zehe mit dem M. interosseus lateral. derselben Zehe verbinden, finden sich Anklänge an menschliche Variationen, die ich früher beschrieben habe.

**Affen.** a) Muskulatur. Peroneus longus (*pl*. Bei den

---

[1]) Burmeister. Beiträge zur näheren Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin 1846. Taf. 5. Fig. 6—7. Burmeister beschreibt in seinem trefflichen Buche die Muskeln als »lange Strecker der vierten und fünften Zehe«, welche hinter dem Mall. ext. verlaufen (p. 79).

[2]) On the Anatomy of the Lemuroidea. By James Murie and St. George Mivart. Transact. of the Zool. Soc. Vol. VII.

[3]) Burmeister (l. c.).

Affen der alten und neuen Welt verhält sich nach meinen Untersuchungen der Muskel im Ursprunge wesentlich gleich. Er besitzt zwei durch den N. peron. getrennte Köpfe. Regelmässig entspringen Fasern in sehr grosser Ausdehnung von der Fascia cruris. Der mehr nach vorn gelegene Kopf kommt vom Cond. extern. tibiae, zuweilen vom Capitul. fibulae und erstreckt sich längs der vorderen Fibulakante mehr oder weniger weit herab, bei Cebus apella (Fig. 31 *pl*) und allen catarrhinen Affen etwa bis zur Mitte des Unterschenkels, bei Ateles paniscus (Fig. 34) bis zum mittleren Drittel. Auch entspringen Fasern von der zwischen ihm und dem Ext. digit. long. befindlichen Fascie. Bei Ateles (Fig. 34 *sc*) schiebt sich der Peroneus brev. proximal zwischen den Peron. long. und Ext. digit. comm. ein und dient beiden zum Ursprunge. Die distalwärts gewanderten Partien überbrücken bei Cebus, Ateles (Fig. 31, 34) und Inuus cynomolgus den N. peroneus superf. (*nps*), kurz bevor er zur Vorderfläche des Unterschenkels gelangt.

Der mehr lateral und hinten lagernde Kopf des Peron. long. befindet sich hinter dem N. peron. und reicht bei Ateles und Cebus bis zum distalen Fünftel der Fibula, bei den Catarrhinen[1]) etwa bis zur Mitte oder wie bei Cercopith. entellus (Fig. 36 *pl*) bis zum proximalen Drittel herab. Der Orang, welchen ich untersuchte, schliesst sich den Catarrhinen an; beim Chimpanze erstreckt sich der Muskel bis auf den Mallcolus externus.

Die Sehne des Peron. long. ist hinter dem Mall. ext. in eine eigene Scheide[2]) gehüllt, welche durch zarte, zum Os cuboides und dem Metatarsale V hinziehende Membranen in ein dorsales und plantares Fach getheilt ist; das erinnert an Zustände der Carnivoren. Die Sehne heftet sich regelmässig an den ersten Mittelfussknochen, aber auch an den plantaren Flächen der Keilbeine fest.

Der Peroneus brevis und Extensor brev. dig. quinti[3])

---

[1]) Champneys. Journ. of An. and Phys. Vol. VI. p. 201. An einem Exemplare von Cynocephalus Anubis beobachtete Ch. den Ursprung von der proximalen Hälfte der Fibula.

[2]) Einer besonderen Sehnenscheide gedenkt Champneys (l. c.) bei Cynoc. An.; Santi Sirena bei Mycetes fuscus. Ricerche sulla Miologia del Mycetes fuscus etc. Estratto dal Giornale di Scienze Natur. ed Economiche. Vol. VII. Palermo 1871.

[3]) Die vielen verschiedenartigen Bezeichnungen des Ext. dig. V geben Zeugniss für die Verkennung der wahren Natur des Muskels. Bald ist derselbe als M. peron. tertius, bald als Peron. dig. V (Macalister); bald als Abductor oss. metat. V (Huxley), bald als Peroneus parvus (der niederen Affen:

bilden die tiefe Schicht der Peroneusgruppe. Der letztgenannte Muskel ist bei den Affen grossem Wechsel unterworfen: bald findet er sich selbständig und kräftig gebildet, bald ist er gänzlich verschollen.

a) Catarrhine Affen. Der Ursprung des Peron. brev. bedeckt zumeist das zweite Drittel der seitlichen und hinteren Fläche der Fibula. Es schliesst sich unmittelbar an jenen des Ext. brev. dig. V an, welcher das proximale Drittel der Fibula bis hinauf zum Capitulum zur Ursprungsfläche erwählt hat (Fig. 36 *Ed* V). So findet sich auch der Muskel als constantes Gebilde von Huxley bei den Cynopithecinen beschrieben[1]. Eine besondere Scheide umschliesst die zwei Muskelsehnen hinter dem Mall. ext., deren gegenseitige Lagerung, die des Ext. brev. vor derjenigen des Peron. brev., den Schluss gestattet, dass der kurze Strecker der fünften Zehe den vorderen Abschnitt des ursprünglich einheitlichen Extensor-Peroneus repräsentire und dass seine laterale Lage eine erworbene sei.

b) Platyrrhine Affen. Spuren der zwei tiefen Peronealmuskeln konnte ich bei Cebus und Ateles nachweisen. Der Peroneus brev. scheint sich bei allen Platyrrhinen gleich wie bei den Catarrhinen zu verhalten. Bei Ateles jedoch reicht der Ursprung zwischen den M. peron. long. und ext. digit. long. bis zur Tibia hinauf (Fig. 35 *x*), unter ihm liegen die Aeste des N. peron. Der Ext. brev. dig. V ist bei Ateles (Fig. 35 *Ed* V) zart und befindet sich an der hinteren Fläche des distalen Viertels der Fibula, zum grössten Theile vom Peron. brev. bedeckt. Bei Cebus entspringt der Peron. brev. an der rechten wie an der linken Extremität (Fig. 32, 33 *bpr*) von der

---

Bischoff bezeichnet worden; auch ist er einfach als ein Theil des Peron. brev. beschrieben. Meckel (l. c.) und Huxley homologisiren die häufig beim Menschen auftretende Sehne des Peron. brev. richtig mit dem Ext. brev. dig. V. (Anat. of the Cynopthecini Continued. Med. Times. Vol. II. 1864. p. 40.) Der beim Menschen als »Peroneus III« bezeichnete Muskel ist keineswegs, wie man glauben möchte, dem Ext. brev. dig. V, sei er muskulös oder nur als Sehne erhalten, homolog, da erstens beide gleichzeitig auftreten können, zweitens aber der Peroneus III stets auf der vorderen Fläche des Unterschenkels als ein Theil des Ext. long. digit. sich befindet; während der Ext. digit. II bei den Affen seine typische Lage hinter dem Malleolus bewahrt. Santi Sirena (l. c.) beschreibt bei Mycetes fuscus den Extensor dig. V brevis in seinem Ursprunge vom distalen Drittel, vermisst aber den Peroneus III (nicht den menschlichen). Das ist nicht wunderbar, da beide Bezeichnungen auf einen und denselben Muskel bezogen werden.

[1] Auffallend ist das Fehlen des Ext. brev. dig. V br. bei Cercopith. cynomolgus nach Carus Erläuter. z. vergl. Anat. von Carl G. Carus und Otto. Leipzig 1826. H. I. p. 22).

distalen Hälfte der Fibula. Anders der Ext. brev. dig. V: links Fig. 33 *Ed* V) liegt er, zwar nur ein schwaches Gebilde, doch selbständig hinter dem Mall. ext. und dem Peron. brev., rechts hingegen ist er im proximalen Abschnitte vollkommen mit dem Peron. brev. (Fig. 32) verwachsen, von dessen Endsehne sich der Ext. brev. dig. V zur fünften Zehe abspaltet (Fig. 32 *Ed* V). Dass auch an der linken Extremität Muskelfasern vom Ext. brev. dig. V zum Peron. brev. hinübergetreten sind, lernen wir aus dem feinen, beide Sehnen verbindenden Bündel *m* (Fig. 33) und der Innervation des Muskels kennen.

Zum Unterschiede von den Catarrhinen verläuft die Sehne des Ext. brev. unterhalb derjenigen des Peron. brev.[1]: ersterer Muskel stellt daher den unteren Abschnitt des früher einheitlichen Extensor — Peroneus dar.

Unter den Anthropoïden ist beim Orang, welchen ich untersuchte, der Ext. brev. dig. V ganz und gar zu Grunde gegangen (vgl. Cuvier Pl. 19); beim Gorilla besteht noch eine feine Sehne als »Peroneus digiti quinti« nach Macalister[2], desgl. beim Chimpanze nach Vrolik[3] und Humphry[4].

Der Extensor digit. comm. long. (*Edl*) verhält sich bei allen von mir untersuchten Affen sehr übereinstimmend. Seine Fasern kommen stets von einer grossen Strecke der Unterschenkelfascie, dem Condyl. ext. tibiae und den Fascien, welche sich zwischen ihm, dem Peroneus longus (bei Ateles, dem brevis) und dem Tib. ant. befinden. Bei Inuus und Ateles (Fig. 34 *Edl*) erreichen die Ursprungsfasern das distale Fünftel und alterniren mit denen des Peroneus brevis.

Auch im Verhalten des Extensor hallucis longus treffen wir grosse Uebereinstimmungen, auch mit den Befunden Menschen (Fig. 37 *Ehl*). Die Lagerung des Muskels zum N. peron. prof. ist in gleicher Weise wie bei den Beutelthieren etc. erhalten.

Die Spaltung des Tibialis anticus in zwei, sogar drei (Bischoff) Muskeln ist seit langer Zeit bekannt. Dass die abgetrennten Theile

---

[1] Beim Sajou findet ein Gleiches statt (Meckel). Cuvier (l. c.) bildet von Inuus (Pl. 27, 28) und Cynocephalus einen Ext. brev. dig. V ab, welcher vom Unterschenkel entspringt. Die Sehnen lagern auf denen des Peron. brev.

[2] The Muscular Anatomy of the Gorilla by Al. Macalister. Proc. of the Royal Irish Ac. Vol. I. S. II. p. 505.

[3] Recherches d'Anat. comp. sur le Chimpansé. Amsterdam 1841.

[4] l. c.

nicht etwa dem Ext. hall. long. angehören, geht zur Genüge aus dem Verlaufe des N. peron. prof. hervor[1]).

Extensor brevis digitorum I—IV (*Edbr*). Die Lage auf dem Fussrücken und der Ursprung von der Aussenfläche des Calcaneus sowie dem Haltebande des Ext. digit. longus sind charakteristisch. Der Muskel stimmt in diesen Punkten mit dem des Menschen überein.

Die Platyrrhinen scheinen fast durchgehends für die zweite Zehe zwei Muskelbäuche zu besitzen, von welchen der mediale innig mit dem für die erste Zehe verbunden ist, in ähnlicher Weise etwa, wie es von mir bei Didelphys beschrieben wurde[2]) (Fig. 39 *h*). Bei den Catarrhinen fehlt die mediale Sehne meistentheils.

Beim Orang bestehen in Ursprung und Insertion Sonderverhältnisse. Der Muskel entspringt nicht allein von der lateralen Fläche des Calcaneus, sondern auch von den übrigen Tarsalknochen und dem Metatarsus (ähnlich wie bei Loris), und zwar von den Keilbeinen, dem Kahnbeine, dem Os cuboid. und den Basaltheilen der Metatarsalia III—V. Der Muskel für die dritte Zehe entspringt sogar vom Körper des Metatarsale II u. III, gemeinsam mit den hier liegenden Mm. interossei. Der Orang besitzt gleich den meisten Catarrhinen keinen medialen Muskel für die zweite Zehe (vgl. Cuvier). Die Insertionsfasern erhalten schon bei manchen anderen Affen nähere Beziehung zur Unterfläche der Strecksehnen. Beim Orang ist dieses im höchsten Grade ausgebildet: die Fasern reichen bis zur Mitte des Metatarsus am langen Strecker hinauf. Der Chimpanze scheint sich an die menschlichen Verhältnisse anzuschliessen (Vrolik, Champneys.)

b) Nerven des Unterschenkels. Der N. peron. trennt sich sehr früh vom Stamme des Ischiadicus und wendet sich nach Abgabe mehrerer Hautnerven, von denen der eine als Nervus cutan. fibul. hinter dem äusseren Knöchel zum äusseren Fussrande gelangt, zur Seitenfläche des Unterschenkels. Hier begibt er sich zwischen

[1] Die Trennung des Tib. ant. in zwei Muskeln findet sich auch in anderen Säugethierordnungen. Humphry z. B. erwähnt eine solche bei Oryeteropus und unter den Carnivoren bei Phoca. Journal of Anat. and Phys. Vol. II. Auch unter den Prosimien, z. B. beim Lemur nigr. haben Murie und Mivart dgl. beobachtet.

[2]) Nach Cuvier fehlt die mediale Sehne zur zweiten Zehe bei Cercopith. sabaeus, Inuus, Cynocephalus und Ateles paniscus; vorhanden ist sie bei Cebus apella. Unter den Catarrhinen hat Cynocephal. Anubis die mediale Sehne (Champneys l. c.).

die zwei Köpfe des Peron. long. (Fig. 31, 34, 36, 37). Bei Cercopithecus ist der Ast für den Peron. brev. vom Stamme durch ein Muskelbündel abgetrennt (Fig. 36).

1) Der N. peron. superf. wendet sich unter dem Peron. long. nach vorn, entweder frei über die Fibula (Cebus, Ateles) oder über den Ursprung des Peron. brev. (Inuus, Orang). Im Verlaufe über die Kante der Fibula tritt der Nerv durch die distalen Ursprungsfasern des Peron. long. (Fig. 31, 36 *nps*) oder, wie bei Ateles, durch den proxim. Theil des Peron. brev. hindurch (Fig. 35). Regelmässig findet man den Nerv am medialen Rande des Peron. brev. wieder. — Ueber die Verbreitung am Fussrücken wird später die Rede sein.

2) Rami musculares. Die Zweige für den Ext. digit. long., Peron. long. und die Tibiales ant. verlaufen direct zu ihren Bestimmungsorten.

Eine besondere Berücksichtigung gebührt dem Muskelaste für den Peron. brev. und Ext. brev. dig. V, welchen ich dem N. prof. accessor. der Nager und Carnivoren für homolog erachte. Derselbe spaltet sich vom N. superf. oder vom Peroneusstamme selbst ab (Ateles, Fig. 35 *npra*) und zieht da, wo der Ext. brev. dig. V noch als selbständiger Muskel entspringt (catarrhine Affen), schräg über denselben hinweg, um schliesslich sich mit Aesten in den zwei Muskeln zu verlieren. Je nachdem der Ext. brev. dig. V mit seinem Ursprunge herabrückte, was bei den platyrrhinen Affen in so hohem Grade der Fall war, rückt auch der betreffende Nerv dem Muskel nach. So theilt sich bei Ateles sowohl, als auch bei Cebus der gemeinsame Muskelnerv am proximalen Rande des Peron. brev. gabelig in zwei Aeste, von denen der vordere sogleich zum Peron. brev. gelangt (Fig. 32, 33, 35 *a*): der andere dagegen verläuft am hinteren Rande des Peron. brev. distalwärts zum Ext. brev. dig. V, bei Ateles ohne weitere Aeste zum Peron. brev. zu entsenden (Fig. 35 *b*); bei Cebus treten aber an der linken Extremität (Fig. 33 *b*) viele Aeste zum Peron. brevis, bevor er den Ext. brev. dig. V erreicht, rechts endet er im Peroneus selbst (Fig. 32 *b*). Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, dass alle die Muskelfasern, welche vom Nerven *b* versorgt werden, ursprünglich dem Ext. brev. zugehörten, da bei Ateles der Ast *b* allein den letzteren innervirt und auch die Sehne *m* (Fig. 33) für eine Verwachsung der zwei Muskeln ein Zeugniss liefert. Niemals habe ich bei den Affen den N. peron. accessor. (*npra*) bis auf den Fussrücken verfolgen können.

3) N. peron. prof. Verlauf: unter dem Ext. digit. comm. (bei Ateles unter dem tibialen Kopfe des Peron. brev.) zur Vorderfläche des Ext. hall. long. (Fig. 37 *nppr*). Auf dem Fussrücken zerfällt der Nerv in Zweige für den Extensor brevis und in andere für die Haut der Zehenränder. Für erstere bestehen beim Orang Abweichungen, welche im Einklange mit dem distalen Ursprunge des Muskels stehen. Nicht alle Nervenäste treten einfach, wie bei den übrigen Affen, an die untere Fläche des Muskels; sondern einige Fasern durchbohren z. B. den Bauch für die zweite Zehe und erreichen so in distaler Richtung die aus dem zweiten Intermetatarsalraume entspringenden Muskelpartieen für die dritte Zehe. Beim Orang habe ich durchaus keine Nerven zu den Zehenrändern beobachten können, auch keine frei in den Metatarsalräumen sich befindenden, welche etwa als verkümmerte Gebilde aufzufassen wären. Hierin entfernt sich der Orang weit von den übrigen Affen und dem Menschen.

Nerven der Zehenränder. Mit Ausnahme des Orang betheiligen sich an der Versorgung der Haut des Fussrückens der N. peron. superf. und prof. Je nachdem der eine oder der andere Nerv mächtiger entfaltet ist, lassen sich zwei verschiedene Typen aufstellen. Die Platyrrhinen stehen auf der einen Seite, die Catarrhinen auf der anderen; doch besteht zwischen ihnen keine scharfe Grenze, da beide Formen durch zahlreiche Uebergänge verknüpft werden. Manche Gründe weisen darauf hin, dass die bei den Catarrhinen bestehenden Zustände aus denen der Platyrrhinen hervorgegangen seien. Es sollen daher auch zuerst die Platyrrhinen, darauf die Catarrhinen und zuletzt die Anthropomorphen (Orang) besprochen werden.

a) Platyrrhine Affen. Ateles (Fig. 38, 39): Der N. superf. (*nps* theilt sich in drei grössere Stämme. Der medial gelegene (*m*) verläuft zum ersten Spat. interphal., seine zwei Aeste verbreiten sich an den Zehenrändern des ersten Spatium bis zu den Endphalangen herab. Vom medialen Aste des Nerven (*m*) verläuft ein Zweig zum N. profund. (*nppr*), weiter distal dagegen ein starker Ast des N. prof. zum N. superf. (Fig. 38, 39 *o*), auch in den lateralen Ast des Nerven (*m*) senken sich Zweige vom N. prof. ein (Fig. 38, 39 *p*). Der laterale Stamm (Fig. 38 *l*) begibt sich zum Aussenrande des Fusses; am Metat. V besteht eine zwiefache Anastomose mit dem N. cutan. fibul. (*nf*). Der schwache intermediäre Ast (*i*) ist in zwei Aeste gespalten, welche distalwärts bis zur Metatarsophalangealverbindung zu verfolgen sind und hier in der Weise enden, dass der

Ast für das zweite Spatium, lateral von der Strecksehne der zweiten Zehe, zum N. prof. sich begibt, die Nerven für das dritte und vierte Spat. dagegen sich an den Grundphalangen verlieren.

Der N. peron. prof. (*nppr*) innervirt sowohl die vom N. superf. freigelassenen Zehenränder, d. i. die des zweiten, dritten, vierten, als auch diejenigen des ersten Spatium interphal. (Fig. 38, 39). Sämmtliche Hautnerven des N. prof. befinden sich in den Intermetatarsalräumen unter den Muskelbäuchen des Ext. brev. (Fig. 39). Anastomosen im dritten und vierten Spatium konnte ich nicht wahrnehmen.

Bei Cebus Fig. 40) gibt der dreigetheilte Stamm des N. superf. einen Ast zum N. saphenus (*ns*) und zum medialen Fussrande, er verästelt sich im ersten Spat. interphal. bis zu den Endphalangen. Die Nerven für den zweiten, dritten und vierten Zwischenzehenraum anastomosiren sämmtlich mit dem N. peron. prof., der sich ganz wie bei Ateles verhält; gleichzeitig aber gelangen noch feine Zweige des N. superf. über die Metatarsophalangealgelenke zur Haut der Grundphalangen. Am lateralen Fussrande bestehen Verbindungen mit dem N. cutan. fibul. Im ersten Intermetatarsalraume konnte ich keine Aeste des N. peron. prof. auffinden.

b) Catarrhine Affen: Den Platyrrhinen reiht sich am nächsten Cercopithecus an (Fig. 41, 42). Der N. superf. hat die Zehenränder im dritten und vierten Spatium übernommen, von welchen der N. prof. ausgeschlossen ist. Im ersten Spatium reicht ein Nerv nur an der medialen Zehe bis an die Endphalange, an der zweiten verbreitet sich ein feiner Ast (*d*) nur eine Strecke weit. Zwischen ersterem und dem N. prof. besteht eine starke Anastomose (Fig. 41 *p*), desgl. im zweiten Spatium. Die Beziehungen zum äusseren Fussrande hat ausschliesslich der N. cutan. fibul. übernommen, den medialen versorgt der N. superf.

Die im dritten und vierten Intermetatarsalraume befindlichen Nerven (Fig. 42 *eg*) deuten auf Rückbildungen der bei den Platyrrhinen mächtigen Gebilde hin. Der im dritten Intermetatarsalraume reicht bis zur Mitte des Metatarsus (*g*), im vierten (*e*) endet er auf der Basis des Metatarsale V. Nie sind Aeste zu den Zwischenknochenmuskeln, gleich wie beim Menschen, nachzuweisen gewesen (Rüdinger's Nervi interossei).

Bei Inuus sind weitere Reductionen des N. peroneus profundus dadurch eingetreten, dass die Beziehungen zum ersten Intermetatarsalraume ganz ausgefallen sind (Fig. 43). Im zweiten Spatium walten dieselben Verhältnisse wie bei Cercopithecus ob, im

Spat. intermet. III gelangt ein Ast des N. peron. prof. bis auf die Basaltheile der Grundphalangen III und IV (Fig. 43 *b*), im vierten Spatium bis zur Mitte des Metatarsus. Der N. peron. superf. (Fig. 43 *nps*) endet als Hautast im ersten, dritten und vierten Zwischenzehenraume, im zweiten sind seine Aeste nur wenig distalwärts zu verfolgen. Dem äusseren Fussrande ertheilt der N. superf. nur einen feinen Ast, welcher sich hier allein verbreitet, da der N. cutan. fibularis bereits am Mall. extern. sein Ende fand.

An einem anderen Exemplare von Inuus fand ich den N. peron. prof. vom vorigen darin abweichen, dass derselbe (Fig. 44 *g* im dritten Spat. intermetat. bis zur Basis des Metatarsale IV reducirt war, der zum vierten diese nicht einmal überschritt (*e*).

Vom N. peron. superfic. gelangen gar keine Aeste in das zweite Spat. interphal., am medialen Fussrande anastomosirt er mit dem N. saphenus (*q*), desgleichen am lateralen Fussrande mit dem N. cutan. fibularis (*nf*).

Unter den Anthropoiden gestalten sich die Verhältnisse beim Orang ungemein einfach, insofern, als selbst bei der sorgsamsten Untersuchung von einer Betheiligung des N. peron. prof. an der Hautinnervation der Zehenränder gar nichts wahrgenommen werden konnte, auch gar keine Nerven sich in den Intermetatarsalräumen auffinden liessen. Nur einige feine Fasern verliefen über den Tarsus. Der mächtige N. superf. (Fig. 45 *nps*) verästelt sich über den ganzen Fussrücken. Auf dem Metatarsus sind es vier Stämme, welche unter einander anastomosiren und sich im ersten bis vierten Spat. interphal. verbreiten. Den medialen Fussrand innervirt der N. saphenus (*ns*), von ihm geht ein Zweig zum N. superf., welcher den lateralen Fussrand mit Nerven versieht.

So sehen wir denn nun, dass innerhalb der Affen zwischen dem Nervus peron. superf. und prof. peroneus dieselben Wechselbeziehungen bestehen, wie wir es bei den Nagern und Carnivoren kennen lernten. Auch bei ihnen ist eine Reihe an einander sich anschliessender Thatsachen dargestellt. In dieser Stufenreihe bilden den einen Endpunkt die platyrrhinen Affen, den anderen die Anthropoiden, während zwischen ihnen die Catarrhinen sich befinden. Die Zustände beim Menschen, welche durch den Verlauf des N. peron. prof. im Spat. interphal. primum gekennzeichnet sind, nehmen die Stellung zwischen den Catarrhinen und dem Orang ein.

**Rückblick.** Auf die grossen Differenzen, welche zwischen den aplacentalen Säugethieren bestehen, ward bereits auf Seite 609 ein-

gegangen. Ich habe dort versucht, für dieselben eine Erklärung zu geben und komme nicht mehr darauf zurück. Da nun in allen wichtigen, dort hervorgehobenen Punkten die höheren Säuger sich an die Beutelthiere anschliessen, so haben auf die höheren Säugethierabtheilungen jene Erklärungsversuche, mit nur geringen Modificationen, eine gleiche Anwendung. Hieher zähle ich vor Allem die Erklärung für die Lage eines Theiles des Extensor brevis digit. auf dem Fussrücken, das Auftreten des N. peron. prof. und dessen Lagerungsverhältniss zum Extensor hallucis longus.

Während unter den Marsupialien nur der Muskelbauch für die erste Zehe und ein Theil desjenigen für die zweite vom Ext. brev. digit. comm. auf den Fussrücken gewandert war, betheiligte sich an diesem Processe bei den Nagern, Insectivoren und einigen Prosimien (Maki, Tarsius) noch der übrige Theil des Muskels für die zweite und der für die dritte Zehe, bei einigen Edentaten noch ein Theil für die vierte Zehe (Orycteropus, Manis). Bei den Carnivoren, den Affen und Menschen schloss sich den drei medialen kurzen Streckmuskeln derjenige für die vierte Zehe an, so dass am Unterschenkel nur der Ext. brev. dig. V seine ursprüngliche Lage beibehielt. Unter den Prosimiae ist es Loris gracilis, bei dem allein unter allen Säugern auch noch dieser Muskel vom Fussrücken entspringt.

Gleichwie wir für die Wanderung des M. ext. brev. digit. bei den Beutelthieren ein Stadium annehmen mussten, in welchem die Sehnen der Peronealmuskulatur noch frei auf der Vorderfläche der Fibula lagerten (siehe Ornithorh.), so ist bei den höheren Säugern ein Gleiches vorauszusetzen. Erst nach der Spaltung des Extensor brevis in einen pedalen und einen cruralen Abschnitt gewannen die Sehnen der Musc. peronei die Lage hinter dem Malleolus ext., in Anpassung an die Ausbildung des Fusses zum Klettern, Greifen etc.

In der Uebergangsreihe der Lage der Sehne des Peroneus long. haben wir ein treues Bild für ihre Wanderung von der vorderen zur seitlichen Unterschenkelfläche. Bei den Carnivoren ist die Lage auf der Vorderfläche der Fibula die ursprüngliche geblieben, es folgen die Nager, bei denen die Sehne bald an der Seite des Mall. ext. sich befindet, bald hinter ihm. Bei den Affen ist die Sehne des Peroneus longus durch eine eigene Synovialscheide von der des Peron. brevis getrennt, bei dem Menschen liegen beide zusammen in einer gemeinsamen Scheide.

Einen interessanten Aufschluss über das Schicksal, welchem der Extensor brevis digiti quinti anheimfällt, nachdem einmal durch

die Ausbildung des Malleolus extern. seinem ferneren distalwärts Wandern ein mechanisches Hinderniss in den Weg getreten ist, erhalten wir innerhalb der platyrrhinen Affen, der Anthropoiden und des Menschen: Der Muskel geht entweder ganz zu Grunde (Orang) oder sein Muskelbauch verwächst zum Theil (Cebus) oder ganz (Chimpanze, Gorilla, Mensch) mit dem Peroneus brevis. In letzterem Falle entsendet die Sehne des Peroneus brevis nur noch einen feinen Sehnenstrang zur fünften Zehe. Beim Menschen erhält sich zuweilen ein feiner Muskel, welcher von der Sehne des M. peron. brev. entspringt (Henle[1]). Man könnte nun auch geneigt sein, diejenigen, vom Menschen bekannten Fälle, in denen von der Sehne des Peron. brev. Bündel zum Interosseus dorsal. IV oder zur Basis des Metat. IV verlaufen, für Ueberbleibsel der cruralen Fasern des Ext. brev. dig. IV aufzufassen. Entwicklungsgeschichtliche Daten werden hierüber entscheiden können.

Für die Bildung einer Extensor-Interosseus-Verbindung, wie ich sie beim Menschen beobachtete[2]), lassen sich höchstens bei Loris und beim Orang Anknüpfungen finden. Ich kenne keine Gründe, die mich zwängen, meine frühere Ansicht aufzugeben, dass jene Muskelverbindung beim Menschen eine progressive Bildung ist, die als äusserste Station der distalen Wanderung des Extensor brevis aufzufassen sei.

Ueber die Entstehung des N. per. prof. bei den Beutelthieren habe ich bereits oben gesprochen. Die dortigen Auseinandersetzungen sind direct auf die höheren Säuger anwendbar. Sind wir auch so über den Verlauf von motorischen Fasern im N. peron. prof. unterrichtet, so tritt uns doch auch hier wieder die Schwierigkeit in den Weg, eine Erklärung für die sensiblen Fasern zu finden, welche an die Haut der Zehenränder treten. Diese Nervenfasern stammen aus dem Gebiete des N. peron. superf.; doch da sie nicht durch eine einfache Abspaltung dem Nervus peroneus profundus sich beigemischt haben können, so wird die Erscheinung wohl aus der sehr frühen embryonalen Anlage und weiteren Entwicklung des peripherischen Nervensystems sich herleiten lassen. Ein Gleiches gilt auch vom N. peron. prof. accessorius.

---

[1]) Henle. Handbuch der system. Anat. des Menschen. Bd. I. Braunschweig 1855. p. 222. In meiner früheren Arbeit über die Fussmuskeln habe ich einen derartigen Muskel abgebildet. Dieses Jahrbuch Bd. IV. Supplement. 1878. Tafel VIII. Fig. 13.

[2]) l. c.

Der grossen Mannigfaltigkeit, welcher die Nn. peron. superf. und prof. in ihren Verbreitungsgebieten bei den Nagern, Raubthieren und Affen unterworfen sind, begegnen wir beim Menschen wieder. Bei ihm ist der N. peron. prof. in der Regel auf das erste Spat. interphalang. beschränkt, während in den seitlichen Intermetatarsalräumen nur feine Aeste zu verfolgen sind (Nervi interossei RÜDINGER's). Wir haben dieselben früher schon für rückgebildet erklärt. Sie können sich jedoch in Ausnahmefällen beim Menschen wieder mächtiger entwickeln und uns die gleichen Verhältnisse vor Augen führen, wie wir sie bei den Affen beschrieben.

Eine durchgreifende Verschiedenheit zwischen den Monotremen und Marsupialien einerseits, und den übrigen Säugethieren andererseits besteht in dem Verlaufe des Nervus peroneus superficialis. Bei ersteren liegt derselbe unter der Fascia cruris auf dem Peroneus longus. bei letzteren jedoch zwischen diesem Muskel und den tiefen Gebilden der Peroneusgruppe. Diese Lage ist eine secundäre und dadurch erworben, dass die Muskelfasern des Peron. long. zur Fascie des Unterschenkels in Beziehung traten und auf diese Weise allmälig den Nerven zwichen sich (Mustela) und schliesslich unter sich aufnahmen. Ein treffliches Document für den einst oberflächlichen Verlauf des N. per. superf. hat sich bis zum Menschen hinauf in dem N. communic. fibularis erhalten, welcher bei den Beutelthieren (Fig. 4 *nf*) sich sehr einfach als ein frühe abgespaltener Ast des oberflächlich verlaufenden N. peron. superf. präsentirt.

Noch andere wichtige Umbildungen an der Muskulatur des Unterschenkels kommen unter Umständen zu Stande. Dieselben spiegeln sich im Verlaufe des N. peron. superf. ab, welcher bei Ateles vom Peron. brev., bei Loris aber vom Extensor digit. comm. long. überbrückt wird. Bei letzterem hat sich nur ein Ast des Nerven an seinem ursprünglicheren Platze erhalten.

Was nun die Mm. peron. long., extensor digit. comm. long. und tibialis ant. anlangt, so ist es unverkennbar, dass von den niedrigsten Säugethieren an bis zum Menschen hin die Tendenz vorherrscht, den proximal gelegenen Ursprung von den Condylen der Tibia oder des Femur und dem Köpfchen der Fibula immer weiter distalwärts zu verlegen und zwar durch die Beziehungen, welche die Muskelfasern zu der vorderen Fibulakante oder den Zwischenmuskelfascien erlangten.

Ueber den Ext. hall. long. ist nur anzuführen, dass er zuweilen

ganz verschwindet oder mit dem Tibialis anticus verwächst, worüber stets der Verlauf des N. peroneus profundus entscheidet[1].

---

## Erklärung der Abbildungen.

**Tafel XXXII—XXXV.** Fig. 42—45.

Fig. 1—3. Ornithorhynchus parad.: *a* schaufelförmiger Fortsatz der Fibula; *P* Patella; *Ecr* Musc. extensor cruris; *T* Tibia; *b* hinterer Kopf des Musc. peron. long.; *nt* Nervenast des Peroneusstammes, der längs des M. ext. brev. zum Tarsus verläuft; *x* Nervenast aus dem Gebiete des Plexus cruralis zu den M. tib. ant. und ext. hall. long.; *Fcr* die Cruralfascie, sich an die beiden seitlichen Flächen der Tibia anheftend, unter ihr die Sehnen der drei medialen Muskeln. In Fig. 3: *a* Anastomose zwischen dem N. peron. superf. und dem N. saphenus.

---

[1] Bei der Eintheilung, welche W. Gruber (Müller's Archiv 1875. p. 586 für die am Extensor halluc. long. des Menschen auftretenden Variationen gibt, ist Rücksicht genommen auf den Verlauf des Nerv. peron. prof. Die Benennung der medial vom Nerven gelegenen Muskelabnormitäten als »Ext. hall. long. minor. tibialis« und die der lateral vom Nerven gelegenen als »Ext. long. min. fibularis« halte ich für glücklich; auch muss man Gruber's Deutung beistimmen, nach welcher er ersteren als einen Theil des Tibial. antic., letzteren als einen Theil des eigentlichen Ext. halluc. longus auffasst.

Gruber's (ibid., und Wood's (Proc. of the royal soc. of London. Vol. XV. London 1867. p. 537) Beobachtungen für die Abzweigungen von Sehnen des Ext. dig. comm. long. zum Ext. hall. long. oder brevis, oder umgekehrt, können, wenn nicht secundäre Processe vorliegen, höchstens auf einen früheren Zusammenhang der Muskeln verweisen. Bevor jedoch nicht über das Wesen dieser Abnormitäten Aufklärung geschaffen, so lange sind auch die Versuche Gruber's, für jene Gebilde am Arme homonyme Muskeln zu bestimmen, als nicht begründet anzusehen. Auch scheint es mir nutzlos zu sein, so grossen Werth darauf zu legen, ob die abnorme Sehne durch die laterale oder mediale Scheide des Ligam. annul. geht, da diese sicher einer späteren Bildungszeit anheimfallen als die Muskelabnormitäten, falls sie Abspaltungen eines früheren einheitlichen Extensor digitorum darstellen. Sind aber die genannten supernumerären Sehnen wahre Abnormitäten, d. h. secundäre Bildungen, so ist es von selbst zurückzuweisen, für sie an der Vorderextremität homonyme Gebilde aufsuchen zu wollen.

Fig. 4—8. Didelphys virginiana: *g* Ursprungsfasern des M. gastrocnemius von der Unterschenkelfascie, den N. per. superf. bedeckend; *Ehbr* kleiner Strecker der ersten Zehe; von ihm geht ein Bündel zur zweiten; *E* II—IV Ext. brev. digit. II—IV, vom Unterschenkel entspringend; *fem* Femur; *x* (Fig. 7) Nerv zum M. peron. brev., er verläuft zwischen *Ed* V und *E* II—IV; *nt* homolog dem Nerven bei Ornithorh., im M. ext. brev. digit. II—IV endend.

Fig. 9. Didelphys cancrivora.

Fig. 10—11. Dasyurus hallucatus: *m* Ast vom N. peron. prof., welcher sich auf dem Tarsus verliert.

Fig. 12—13. Cavia cobaya: *npra* homolog dem Nerven *nt* bei Ornith. und Didelph., er läuft bis auf den Fussrücken herab.

Fig. 14—15. Myoxus Glis.

Fig. 16—17. Lepus cuniculus: *Ed* IV M. ext. brev. dig. IV; *fl* Sehne eines zur Flexorengruppe gehörigen Muskels; *o* Nervenast zum M. ext. brev. (*Ebr*).

Fig. 18—20. Mustela foina: *a* Theil des Nerv. peron. superf., welcher zwischen dem M. peron. long. und brev. verläuft; *b* Theil desselben Nerven, verläuft durch den Peron. long. hindurch; *x* sehniger Ursprung des M. peron. brev. von der Tibia; *m* ein vom Ext. brev. digiti V abgetrennter Muskel, der zum Mall. ext. verläuft.

Fig. 21. Meles vulgaris (junges Exemplar): *el* Ursprung des Ext. digit. long.; *mi* Malleolus internus.

Fig. 22. Meles vulgar. (erwachsenes Exemplar).

Fig. 23. Nasua socialis: *f* Ast des N. per. superf., längs des vierten Intermetatarsalraumes verlaufend; *b* Nerv, längs des zweiten verlaufend, anastomosirt mit dem N. peron. prof. (*nppr*).

Fig. 24—25. Felis domestica: *Ehl* der mit dem Tib. ant. distal verwachsene M. ext. hall. long.

Fig. 26—27. Felis leo (neonat.): *l* der in drei Zipfel gespaltene Ext. brev. hallucis.

Fig. 28. Canis vulpes: *m* ein Theil des Musc. ext. brev., welcher unter den Nerv. peron. prof. zu liegen kam; *q* Nerv im zweiten Intermetatarsalraume, bis zur Grundphalange sich erstreckend.

Fig. 29—30. Loris gracilis: *x* Ursprungskopf des Ext. dig. comm. long. von der Tibia und Fibula, derselbe bedeckt den N. peron. superf.; *m* ein Theil des N. per. superf., welcher seine ursprüngliche Lage beibehielt.

Fig. 31—33. Cebus apella: *m* Sehnenbündel vom Peron. long. zur Sehne des Ext. dig. brev. V; *a* Nerv zum M. peron. brev.; *b* Nerv zum Ext. brev. dig. V, welcher (Fig. 32, 33) feine Fäden zum Peron. brev. entsendet.

Fig. 34—35. Ateles paniscus: *a* und *b* gleich wie bei den vorigen Figuren; *x* hoher Ursprung des Peron. brev., welcher den N. peron. superf. überbrückt.

Fig. 36—37. Cercopithecus entellus: *r* Muskelfasern des Peron. long., über welche der N. peron. superf. fortläuft.

Fig. 38—39. Hautäste der Zehen bei Ateles: *apo* Anastomosen zwischen dem N. superf. und prof.; *l* Anastomosen zwischen dem N. cutan. fi-

bul. und peron. superf.; *m* Nerv zum ersten Spat. interphal.; *i* Nerven zum zweiten, dritten und vierten Spatium interphal.

Fig. 40. Hautnervenvertheilung bei Cebus.

Fig. 41—42. Hautäste vom N. superf. und prof. bei Cercopithecus: *rm* rami musculares für den Extensor brevis; *p* Anastomose zwischen dem N. sup. und prof.; *cd* Endäste des N. superfic.; *E* I, *E* II, Sehnen der Streckmuskeln, medial von den Anastomosen gelegen; *eg* rudimentäre Hautäste des N. prof. zwischen den Metatarsalien.

Fig. 43. Hautnerven beim Inuus cynomolgus (adultus): *b* Ast des N. peron. prof., der bis auf die Grundphal. der zweiten und dritten Zehe herabreicht; *c* Ast zum äusseren Fussrand.

Fig. 44a und 44b. Inuus (juvenis): Hautnerven der Zehen. *q* Anastomose zwischen dem N. superf. peron. und dem Nerv. saphen.; *eg* verkümmerte Nervenäste des N. peron. prof.; II, III. IV die betreffenden Metatarsalien.

Fig. 45. Orang: Nervenvertheilung an der Haut der Zehen.

Für die Figuren 1—45 gelten gleichmässig folgende Bezeichnungen:

*T* Tibia;
*F* Fibula;
*me* Malleolus externus;
*mi* Malleolus internus;
*P* Patella;
I, II, III, IV, V Ossa metatarsalia I—V;
*pl* Musc. peron. longus;
*pbr* Musc. peron. brevis;
*Ed* V Musc. ext. brev. digiti quinti;
*Ed* IV—V Musc. ext. brev. dig. IV—V;
*Edbr* der vom Fussrücken entspringende Musc. ext. brev. digit.;
*Edl* Musc. ext. digit. comm. longus;
*Ehl* Musc. ext. hallucis long.;
*Ta* Musc. tibialis anticus;
*np* Nervus peroneus;
*nps* Nervus peroneus superficialis;
*nppr* Nervus peroneus profundus;
*npra* Nervus profundus accessorius;
*nf* Nervus cutaneus fibularis (communicans des Menschen);
*ns* Nervus saphenus (major).

# Zur vergleichenden Anatomie der tiefen Muskeln in der Fusssohle.

Von

**Georg Ruge,**

Assistent der anatomischen Anstalt zu Heidelberg.

Mit Tafel XXXIV und XXXV. Fig. 46—54.

Die folgenden Blätter bringen die Fortsetzung meiner früheren Untersuchungen beim Menschen (siehe Supplementheft zu Bd. IV dieser Zeitschr.). Von den drei Gruppen, in welche man die tiefen Fusssohlenmuskeln beim Menschen einzutheilen pflegt, war es vornehmlich die medial gelegene für die erste Zehe, welche zu ferneren Forschungen nochmals ermunterte. Hier sind es zwei Punkte, welche noch eine Klärung erheischen. Der erste besteht in der genaueren Bestimmung des durch häufige Verwachsung verwischten Grenzgebietes zwischen Flexor brevis hallucis lateralis und dem Caput obliquum des Adductor hall. Die zweite Frage fordert Aufschluss über die wahre Natur des Adductor hallucis.

Vergleichend-anatomische Untersuchungen führten zu der Einsicht, dass die Grosszehenmuskeln des Menschen in nächster Beziehung stehen zu einem Muskelapparate niederer Säugethiere, von welchem in der Literatur nur sporadische Bemerkungen existiren. Derartige finden sich bei Cuvier, Duvernoy, Gratiolet und Alix, Huxley und anderen. Halford[1]) beschrieb den Muskelapparat zuerst genauer beim Macacus und benannte die ganze Gruppe als »Contrahentes digitorum«. Bischoff[2]) dehnte seine Untersuchungen auf alle Affen aus und wies bei ihnen das constante Auftreten der »Con-

[1] Halford: Not like Man bimanous and biped, not yet quadrumanous, but cheiropodus. Melbourni 1863.

[2] Th. L. W. Bischoff: Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus. München 1870.

trahentes« nach. Da bei Bischoff genauere Rücksicht auf die Literaturangaben genommen und eine reiche Zusammenstellung über die Zahl und Anordnung der Contrahentes gegeben ist, so verweise ich auf jene Arbeit, um schon Gesagtes hier nicht zu wiederholen. Die den Beschreibungen zufolge an den »Contrah. digit.« des Fusses sich findende Eigenthümlichkeit besteht im Ursprunge von den Basaltheilen der Metatarsalien und in der Insertion an den, der Mittelzehe zugewendeten Flächen der zweiten, vierten und fünften Zehe. Da nun die Contrahentes bei sämmtlichen Affen in sehr mannigfacher Weise sich differenzirten, entweder sich mächtig entwickelten oder theilweis zu Grunde gingen oder auch mit den, unter ihnen gelagerten Mm. interossei pedis verwachsen konnten, so handelte es sich hier darum, für einen jeden Fall möglichst untrügliche Merkmale zur Hand zu haben, nach denen die »Contrahentes« wieder zu erkennen seien. Das Verhalten der Nerven zu den Muskeln erschien mir hierfür von besonderem Werthe. Dasselbe wird uns auch Aufschluss geben über die erste Frage, nämlich die Bestimmung des Grenzgebietes zwischen dem Flexor brev. lat. und dem Adductor hallucis.

Werfen wir einen Blick auf den Nervus tibialis und seine plantaren Aeste bei den Säugern, so ist das Typische an ihnen Folgendes: entweder proximal (am Unterschenkel) oder distal (am Fusse) theilt sich der Nerv in zwei Aeste, den Ram. plantaris intern. und externus. Der erstere verzweigt sich an die Haut der medialen Zehenränder und die medialen Muskeln der ersten Zehe. Der äussere Nervenast gibt Hautäste an die lateralen Zehen ab und gelangt mit einem oberflächlichen Aste an die lateralen Muskeln (Flex. brev. Abductor dig. V und die lateralen Interossei). Ein Ramus profundus dringt am lateralen Rande der Contrahentes zwischen diese und die Interossei ein. Der Nerv wendet sich medialwärts, stets auf den Interossei gelagert und von den Contrahentes bedeckt, indem er an beide Muskelgruppen Aeste abgibt.

Da nun die zwei plantaren Nerven in ihrem Verlaufe bei allen Säugern sich überaus gleich verhalten, so geben sie uns auch Aufschluss über die an ihren motorischen Endorganen vorgegangenen Wandlungen, die, mögen sie noch so complicirter Natur sein, sich aus dem Verlaufe der Nerven eruiren lassen. Wir bezeichnen diejenigen Muskeln, welche der Nervus plantaris internus innervirt, als Abductor und Flexor brevis hallucis. Zu der Gruppe der Contrahentes rechnen wir alle diejenigen Muskeln, welche (von der Planta gesehen) oberhalb des Ra-

mus prof. des N. plant. extern. und seiner Aeste gelegen sind; zu den Interossei diejenigen, über welche der tiefe Ast hinläuft. Weder darüber, ob die beiden Muskelgruppen früher zusammenhingen noch überhaupt über die Herkunft der Muskeln lässt sich etwas vermuthen. Nur soviel kann man vielleicht aus den bei Ornithorhynchus bestehenden Einrichtungen schliessen, dass die Contrahentes sowohl als auch die Interossei früher einen weiter proximalwärts gelegenen Ursprung besassen. Nach der oben gegebenen anatomischen Definition der Contrahentes gehört auch der Adductor hallucis in diese Muskelgruppe, der er sich auch vermöge seiner anderen Eigenheiten anschliesst. Einen M. interosseus der ersten Zehe besitzen weder die niedrigsten Säugethiere noch die Affen und der Mensch. Bei letzterem ist der Add. halluc., nicht immer bei den Affen, in zwei Köpfe zerfallen, das Caput obliquum und transversum. Noch beim Menschen konnte ich nachweisen, dass von dem ursprünglich einheitlichen Muskel allmälig die laterale Portion in ihrem Ursprunge distalwärts wanderte.

a) Musculi contrahentes. Bei Ornithorhynchus (Fig. 46, 47 $c_{1-6}$) sind sechs Muskeln vorhanden, welche über dem Ramus prof. des N. plant. ext. liegen und von ihm innervirt sind (*npr*). Der Nerv verläuft über die Seitenfläche des nach aussen gerichteten Fersenhöckers. Zwei der Contrahentes gehören zur fünften ($c_5$), je einer zur vierten, dritten, zweiten und ersten Zehe ($c_4$–$c_1$). Meckel (l. c. Bd. III p. 666) beschreibt zwei von ihnen als eigene »Spulmuskeln«, welche von der Fusswurzel zur vierten und fünften Zehe gelangen. Der laterale Contrahens der fünften Zehe weicht von den übrigen im Ursprunge ab: er entspringt von der Innenfläche des Fersenhöckers und inserirt am lateralen Sesambeine, der Basis der Grundphalange und der lateralen Fläche der zweiten Phalange. Die medialwärts gelegenen fünf Muskeln entspringen gemeinsam vom proxim. Abschnitte des zweiten und dritten Keilbeines (Fig. 46 *sc*). die Contrahentes der fünften bis zweiten Zehe heften sich an die medialen und plantaren Flächen, der für die fünfte und vierte Zehe inserirt weiter distalwärts an der zweiten Phalange der Zehen, der Muskel für die erste Zehe an der lateralen Fläche des Sesambeines.

Wir erblicken bei Ornithorhynchus nach der Beschreibung sowohl, als auch in der Abbildung eine sehr gleichmässige Anordnung der Contrahentes, von welcher sich ohne jeden Zwang alle bei den übrigen Säugern bestehenden Verhältnisse, soweit sie mir bekannt

sind, direct ableiten lassen. Jedoch wird die Voraussetzung nöthig, dass die Contrahentes in einer noch primitiveren Organisation auch in der Insertion rein plantar sich verhielten, und von da aus Insertionsverschiebungen nach beiden Seiten eingingen.

Bei den Beutelthieren ist die Gruppe der Contrahentes mächtig und ganz selbständig. Die grossen Abweichungen von Ornithorh. sind als Anpassungserscheinungen an den Gebrauch des Fusses zum Greifen und Klettern aufzufassen.

Am nächsten schliesst sich den Monotremen Dasyurus hallucatus an, insoferne hier noch Muskeln für alle Zehen existiren, für die fünfte sogar noch deren zwei ($c_5$ Fig. 48). Die Insertionen des Muskels für die dritte und zweite Zehe finden sich zum Unterschiede von Ornithorh. an den lateralen Sesambeinen. Die Erklärung hierfür erhellt aus dem oben Bemerkten. Der laterale Contrah. dig. V ($c_5$ Fig. 48) ist ein sehr schlanker Muskel, entspringt von der Plantarfläche des Fersenbeins und verschmilzt distal mit dem Flex. brev. (*flbr*) dig. V.

Dadurch, dass sich verschiedene, bei Ornithorh. noch getrennte Muskeln mächtiger entwickelten, mit ihren einander zugekehrten Rändern verwuchsen, wurden die zwischen ihnen befindlichen Muskeln entweder an die untere Fläche der vereinigten Contrahentes oder an den distalen Rand der vereinigten Muskelmasse gedrängt. In anderer Weise aber können Muskeln durch selbständigere Entwicklung auf die plantare Fläche der anderen gelangen.

Bei Dasyurus hat sich der Contrahens der ersten Zehe selbstständig erhalten (Fig. 48 $c_1$), die anderen vier lateralen Muskeln stellen eine einheitliche Muskelplatte vor, durch deren Mitte sich eine Zwischensehne ($o$) erstreckt. Sie deutet auf die Verschmelzung der Muskeln hin. Die Muskelplatte heftet sich proximal an die Basen der Metat. III u. IV und läuft in drei Zipfel aus, welche die differenzirten Muskeln der zweiten, dritten und fünften Zehe vorstellen. Der sehr schwache Contrahens der vierten Zehe ist mit dem Ursprung auf die untere Fläche der gemeinsamen Platte an die Zwischensehne ($o$) zu liegen gekommen ($c_4$).

Der Thatbestand bei Didelphys Fig. 49, 50 schliesst sich so eng an die vorigen an, dass zum Verständniss der Figuren 49 und 50 kaum etwas hinzuzufügen ist. Nur Folgendes sei bemerkt. Der laterale Contrahens der fünften Zehe ist nicht mehr vorhanden, ebenso fehlt der für die dritte Zehe. Während bei Dasyurus die Contrahentes V, III, II verwachsen waren, so sind es bei Didelphys die

mächtigen Muskeln der fünften und ersten Zehe, der für die vierte Zehe entspringt von der Zwischensehne *o* (Fig. 50 $c_4$).

Der Muskel für die erste Zehe ist bei Didelphys bereits in zwei Köpfe zerfallen. Der gemeinsam mit dem Contrah. V entspringende Theil stellt das Caput transversum vor, der an der Basis des zweiten Metat. entspringende Theil das Caput obliquum des gemeinsamen Muskels (Fig. 49, 50 *co*, *ctr*). Beide Köpfe werden, wie die übrigen Contrahentes, vom Ram. prof. des N. plant. ext. innervirt.

Das Fehlen des lateralen Contrah. dig. V und des für die Mittelzehe ist auf verschiedene Weise zu Stande gekommen. Während letzterer Muskel in der That zu Grunde ging, kam vom ersteren anfangs nur ein Theil unter den Nerv zu liegen (Dasyurus, Fig. 48 *abd* V), um schliesslich ganz vom Nerven bedeckt zu werden und als Abductor digiti quinti (Fig. 48, 49 *abd* V) wieder zu erscheinen.

Für die übrigen Säugethierclassen habe ich nur über ganz vereinzelte Beobachtungen zu melden; doch bilden die Contrahentes allem Anscheine nach bei ihnen einen sehr regelmässigen Bestandtheil. Unter den Carnivoren untersuchte ich Meles vulgaris neonat. Die Gruppe der Contrahentes ist bei diesem Thiere nur aus drei Muskeln zusammengesetzt (Fig. 51 $c_{1, 2, 5}$). Alle drei entspringen von den Basen der Metatars. und zeigen eine verhältnissmässig gleichartige Anordnung, wie sie als Anpassungserscheinung an die plantigrade Locomotion verständlich wird. Es kam weder zur Ausbildung einer freieren Beweglichkeit für die erste noch für die fünfte Zehe. Der Ramus prof. (Fig. 51 *npr*) innervirt sämmtliche Muskeln, er besitzt die bekannte Lage zwischen den Contrahentes und Interossei [1]).

Unter den Halbaffen konnte ich bei Loris gracilis Contrahentes für alle, auch für die dritte Zehe auffinden. Der Contr. I besteht aus zwei ganz getrennten Köpfen [2]).

---

[1] Wiedemann (l. c.) erwähnt beim Biber einen Muskel, der dem Contrah. IV entsprechen mag. — Nach Lucae (l. c.) besitzt Lutra vulgar. zwei Contrah., für die erste und fünfte Zehe. Vermuthlich besitzen alle Raubthiere Mm. contrahentes. Strauss-Dürkheim bildet solche für die mediale und laterale Zehe bei der Katze ab. l. c. Pl. X Fig. 15.

[2] Murie und Mivart (l. c.) bilden bei Galago crassicaud. zwei Contrahentes für die fünfte und zweite Zehe ab und bezeichnen sie als oberflächliche Interossei. — Unter den Edentaten finden sich manche hierher gehörige Notizen. — Humphry (Journ. of Anat. and Phys. Vol. IV Pl. IV Fig. 5): bei Manis dalmat. verläuft ein Muskelbauch vom Capit. des Met. II zur Grundphal. der

Wenn ich mich nun noch zur Besprechung der Zustände bei Affen und beim Menschen wende, beabsichtige ich nur, an einigen Beispielen aus der Familie der platyrrhinen, catarrhinen und anthropoïden Affen das gegenseitige, bis jetzt ganz unberücksichtigte Verhalten der Nerven zu den Muskeln zu demonstriren. Bezüglich der Anordnung der Muskeln für sich bei den Affen verweise ich auf die Arbeit von BISCHOFF[1]).

Von platyrrhinen Affen habe ich ein Exemplar von Cebus apella und Ateles paniscus untersucht. Die Muskeln verhalten sich bei beiden sehr ähnlich. Alle Zehen, ausgenommen die mittlere, besitzen einen Contrahens, diejenigen für die erste und zweite Zehe verlaufen zur lateralen Fläche der Zehen, diejenigen für die vierte und fünfte zur medialen Fläche. Cebus: die drei lateralen Muskeln Fig. 52 $c_5$, $c_4$, $c_2$) sind unter einander verwachsen und entspringen von der Basis des zweiten Metatarsale (Fig. 52 *a*). Bei Ateles dient der mächtige Contrahens II mit seinem lateralen Rande den zwei anderen Muskeln zum Ursprunge und entspringt gleichfalls vom Metatarsale II. Der Contrahens V ist bei Ateles z. B. bis zum zweiten Viertel des lateralen Randes herabgerückt, dagegen der Contrah. II bis über die Mitte hinaus.

Der Contrahens der ersten Zehe ist mit den lateral gelegenen Ursprungsfasern über die Oberfläche der benachbarten Muskeln distalwärts gewandert und dabei in zwei Portionen (Cap. obliq. und Cap. transv.) zerfallen, welche bei Ateles noch am meisten zusammenhängen. Während das Cap. transv. bei Ateles noch von der distalen Hälfte der lateralen Kante des Contrahens dig. II, den Kapseln des dritten und zweiten Tarsometatarsalgelenkes und der medialen Fläche des Köpfchens des Metat. II entspringt, ist bei Cebus (Fig. 52 *ctr*) dasselbe selbständiger geworden: es entspringt mittelst zweier Sehnen-

fünften Zehe, beim Unau spannt sich ein Muskel zwischen erster und fünfter Zehe aus. Beim Oryeteropus (dieselbe Zeitschr. Vol. II pag. 317) entspringt der Contrah. dig. V vom Köpfchen des mittleren Metatarsale. Bei den drei Thieren scheint es sich um die Bildung eines querverlaufenden Contrah. digiti V zu handeln.

[1]) CHAMPNEYS (l. c. pag. 206) bezeichnet bei Cynoceph., Cebus, Inuus die eigentlichen Interossei als dorsale, die Contrahentes als plantare Musc. interossei. Erstere seien sieben, letztere drei an Zahl. Beim Chimpanze fehlen nach CHAMPNEYS alle »plantaren« Interossei Contrahentes. An einer anderen Stelle findet sich die Bemerkung, dass die plantaren Interossei der Affen den Interossei der Carnivoren gleichen. Um solchen verwirrenden Deutungen entgegenzutreten, war die Trennung der zwei Muskelgruppen in »Contrahentes« und Interossei sehr geboten.

zipfel von der Kapsel des zweiten und dritten Metatarso-phalangeal-Gelenkes. Das Cap. obliq. (*co*) entspringt selbständig über den Contrahentes der lateralen Zehen von der Basis des Metatars. II und III. Bei Ateles ist der schräge Kopf bis auf das proximale Drittel des Contrah. II herabgerückt. Für das Cap. obliq. stellt somit Cebus, für das Cap. transv. Ateles das ursprüngliche Verhalten dar.

Alle soeben beschriebenen Muskeln sind durch den Ramus prof. (Fig. 52 *npr*) des N. plant. ext. versorgt. Die Abbildung erklärt das Betreffende (Fig. 52). Auch bei Cebus, wie überhaupt bei allen untersuchten Thieren, zweigen sich vom Ram. prof. Aeste zu den Metatarsophalangealgelenken ab (Fig. 52, 53 *na*). Sie verlaufen zwischen den Contrahentes und den Interossei. Ein feines Muskelbündel, welches bei Cebus mit dem Interosseus medialis dig. III entspringt und inserirt (Fig. 53 *r*) ist höchstwahrscheinlich ein abgelöster Theil eines Contrahens, da es über dem Gelenknerv verläuft (*na* Fig. 53). Schliesslich sei hier noch eines kleinen Muskels gedacht, der bei Cebus von der Ursprungssehne des Cap. transv. entspringt und zur lateralen Fläche der Grundphalange II verläuft (Fig. 52 *s*).

Von Catarrhinen untersuchte ich Cercopithecus. Darin, dass der Contrahens der ersten Zehe nur aus einem Kopfe, dem Cap. obliq., bestand, welcher vom Ram. prof. des N. plant. ext. versorgt ward, spricht sich ein sehr niedriger Zustand aus. Die Muskeln der übrigen Zehen verhalten sich ganz ähnlich wie bei Cebus.

Von den Anthropoiden habe ich einen jungen Orang untersuchen können. Hier ist die Gruppe der Contrahentes einer starken Reduction unterlegen, an Stelle der Muskeln finden sich z. Th. nur noch Bindegewebszüge, die mehr oder weniger mit der tiefen Muskelschicht der Interossei verwachsen sind oder sich noch selbständig zu den Phalangen begeben. Nur aus dem Verlauf des Ram. prof. des Nerv. plant. ext. war es möglich, Aufschluss über die Contrahentes zu erhalten. Der Contrahens digiti I ist der einzige mächtige Muskel (Fig. 54 *addh*, Bischoff (l. c.) läugnet die übrigen ganz). Er entspringt einmal mittelst einer breiten, dünnen, sehnigen Platte von der Basis des zweiten Metatarsale und dem Ectocuneiforme (Fig. 54 *a*), ferner von einer straffen Sehne, die zwischen der Basis und dem Köpfchen des Metatarsale III sich ausbreitet (*b*), endlich mit einem zweiten sehnigen Streif vom Capit. des Metat. III u. II (*c*) und der medialen Fläche der Grundphal. digiti II. Alle Fasern convergiren, um sich an das laterale Sesambein der ersten Zehe zu befestigen. Das, was ich als

sehnigen Ursprung vom Capitul. des Metat. II bezeichnete, könnte als Ueberrest eines Contrahens dig. II gelten. Von dem lateralen Rande der sehnigen, über das ganze Metat. III gespannten Brücke entspringen schwache Muskelfasern (Fig. 54 $c_5$, $c_4$), welche bald in derbe Bindegewebszüge übergehen. Diese lassen sich sicher bis an die medialen Flächen der Grundphalangen der fünften und vierten Zehe verfolgen und sind als rückgebildete Contrahentes digiti V u. IV zu deuten. Zwischen diesen zwei letzteren tritt der Nerv für das Metatarso-phalangeal-Gelenk der vierten Zehe hervor (*na*). Der Contrah. dig. I ist nicht scharf von dem medial neben ihm liegenden Muskel abgetrennt; vielmehr sind beide eng mit einander verbunden. Alle jene Muskelfasern, welche vom N. plant. ext. versorgt werden, gehören zum Contrahens dig. I (Add. hall.), die anderen zum Flexor brevis hallucis [1]).

Eine noch weiter gehende Reduction der Mm. contrahentes ist beim Menschen eingetreten. Sowohl während der embryonalen Perioden als auch beim erwachsenen Objecte ist nur der Contrahens der Grosszehe vorhanden. Die bei den Affen (Cercopithecus, Ateles, Cebus) als bestimmte Entwicklungsstufen sich findenden Formen durchläuft der Contrahens (Adductor) hallucis beim Menschen, wie ich es nachgewiesen habe, während der fötalen Entwicklung: der ursprünglich schräg verlaufende Muskel breitet sich fächer-

---

[1]) Mit Leichtigkeit lassen sich aus der Literatur für alle Stadien zwischen dem einstigen Zusammenhange und der weitesten Trennung am Adductor hallucis vortreffliche Beispiele heranziehen. Wenn ich daher nur die wenigen von mir untersuchten Objecte schilderte, so geschah es, um kurz den Trennungsprocess zu erläutern. Im Uebrigen verweise ich auf die Literatur (Cuvier, Vrolik, Duvernoy, Champneys, Santi Sirena, Humphry etc.). Schon eine Durchsicht der Cuvier'schen Tafeln führt uns alle nur zu wünschenden Befunde vor Augen, auch finden sich dort die Ursprungsverhältnisse des Contrah. I von der Oberfläche der lateralen Contrahentes genügend berücksichtigt.

Unter den Anthropoïden ist beim Chimpanze das Cap. obl. und transv. vereinigt (Champneys, Humphry l. c.), beim Gorilla (Duvernoy) sind die Köpfe getrennt. Champneys schildert das Verhalten beim Chimpanze folgenderweise: Der Transversalis pedis fehle »as a separate muscle, as in the Orang, Cebus and Inuus nemestrinus, and occasionally in man; but was represented by the transverse portion of the Adductor hallucis.« Auch Humphry erwähnt besonders das Fehlen des Transversalis pedis und spricht von »the large Adductor«. Beide Autoren gehen nicht auf das eigentliche Wesen und die Entstehung des »Transversalis« ein. — Nach Bischoff fehlen am Fusse des Orang und Gorilla die Contrahentes gänzlich (l. c. p. 40). Jedoch gilt für sie dasselbe, was Bischoff pag. 24 über die Muskeln der Hand angibt: »sie wurden durch besonders starke Fasern jener genannten, die Interossei bedeckenden Aponeurosen ersetzt.«

förmig über den ganzen Metatarsus aus und zerfällt später in die beiden von einander getrennten Muskeln, das Caput obliquum und transversum. Gleich wie beim Orang sind auch beim Menschen die Verwachsungen zwischen Cap. obl. und Flex. brev. hall. nach der Innervation unterscheidbar.

Erinnern wir uns zum Schlusse noch der Thatsache, dass der Adductor transversus hallucis beim Menschen während des Lebens einer allmäligen Rückbildung unterliegt, in jugendlichen Zuständen aber sehr kräftig ist, so liegt die Vermuthung nahe, dass der Mensch in früheren Perioden eine ähnliche Organisation der Muskeln der Grosszehe besass, wie wir sie heut zu Tage beim Orang oder Cebus, oder Ateles etc. noch vorfinden. Hand in Hand mit der Rückbildung des Cap. transv. hall. trat auch die freie Beweglichkeit der Grosszehe zurück, auf deren einstmaliges Vorhandensein zahlreiche Merkmale hinweisen. Alle diese Erscheinungen dürften aus der ausschliesslichen Verwendung des Fusses zur plantigraden Locomotion erklärbar sein.

b) Muskeln der fünften Zehe. Bei Ornithorhynchus (Fig. 46) finde ich nur einen einzigen Muskel, welcher zu dieser Gruppe gehört. Er erstreckt sich von der lateralen Fläche des Fersenbeins zur lateralen Fläche der Basis des Metatarsale V (*abd* V Fig. 46) und ist durch den Ram. prof. des lateralen plantaren Nerven (*npr*) vom Contrahens lateralis dig. V (Fig. 46 $c_5$) getrennt und zugleich von ihm innervirt. Unter den Marsupialia findet sich bei Dasyurus ein gleicher schwacher Muskel (Fig. 48 *abd* V). Ferner entspringt medial von ihm am Fersenbeinhöcker ein schlanker Muskel, der zur lateralen Fläche der Basis der Grundphalange verläuft. Ausserdem entspringt noch ein dritter Muskel an der Basis Metat. V und inserirt am lateralen Sesambeine der fünften Zehe. Alle sind durch den N. plant. ext. innervirt, welcher medial und über ihnen liegt; die Muskeln sind homolog dem Muskel der fünften Zehe bei Ornithorhynchus und höchst wahrscheinlich dem Contrah. lateralis (Fig. 46 $c_5$) derselben Zehe, von welchem bei Dasyurus nur noch ein schlankes Bündelchen oberhalb des Nerven gelagert ist (Fig. 48 $c_5$), während der übrige Theil jenes Muskels an dessen untere Fläche zu liegen kam.

Didelphys virgin. besitzt für die fünfte Zehe dieselben drei Muskeln wie Dasyurus. Der erste entspringt von der lateral-plantaren Fläche des Fersenhöckers, inserirt am Tuber des Metatarsale V. Der zweite bedeckt im Ursprunge den vorigen und heftet sich an die laterale Fläche der Endphalange (Adductor dig. V). Der dritte entspringt an der Basis des Metatarsale V, seine Insertion ist am late-

ralen Sesambeine der fünften Zehe zu finden. Didelphys cancriv. weicht von Did. virg. darin ab, dass der erstere Muskel fehlt und die Sehne des zweiten, von der Planta aus gesehen, hinter der Tuberositas des Metat. V verläuft (Fig. 49 *abd* V). Bei Meles hat sich nur der Muskel vom Fersenbein zur Tuberos. des Metat. V erhalten (Fig. 51 *abd* V). Bei einigen Affen und zuweilen beim Menschen inserirt der kräftige Abductor dig. V sowohl an der Tuberositas (Fig. 53 *x*) wie an den Phalangen. Es sind hier die bei den Beutlern getrennten Muskeln proximal verwachsen. Ein Muskel, welcher dem Flex. brev. digiti V der Beutelthiere homolog wäre, fehlt bei Ornithorhynchus. Ob sich derselbe bei Didelphys und Dasyurus, gleich wie der Abductor digiti V, aus dem lateralen Contrahens des Ornithorh. entwickelt hat, wage ich nicht zu entscheiden. Die Muskeln der fünften Zehe bei den Affen und beim Menschen weichen kaum von einander ab. Unter den Anthropoïden scheint es jedoch nur beim Chimpanze (Rolleston, Champneys) zur Bildung eines Opponens zu kommen.

c) Mediale Muskeln der ersten Zehe. Die Muskeln der ersten Zehe sind bei Ornithorhynchus und den untersuchten Beutelthieren durch einen einzigen Muskel repräsentirt. Sein Ursprung ist bei Ornithorhynch. an der plantaren Fläche des ersten Keilbeines, bei Dasyurus am Kahnbeine. Insertion: mediale Fläche des Sesambeines (Fig. 46, 48 *ah*). Bei Didelphys (Fig. 49, 50 *ah*) ist der Muskel bedeutend kräftiger entwickelt und entspringt von den Keilbeinen, dem Kahnbeine, und von einer derben Fascie (Fig. 49 *f*, die sich vom medialen Fussrande zur Plantarfascie begibt (vergl. Meckel Bd. III pag. 670). Insertion: mediales Sesambeim und mediale Fläche der Grundphalange. Jedesmal ist dieser Muskel vom Contrahens digiti I (*co* Fig. 49) durch die Sehne des langen Beugers scharf getrennt. Der Muskel (*ah*) ist innervirt durch den Nervus plant. int. (Fig. 46, 49 *ni*) [1].

Aus den übrigen Säugethierclassen kann ich keine Formen hier vorführen, welche sich an die der Affen und des Menschen unmittelbar anreihen. Trotzdem ist die Anordnung der Muskeln bei den Primaten ohne Schwierigkeit von der der Aplacentalien abzuleiten. Während die letzteren nur Einen Muskel der Grosszehe besitzen, so

[1] Beim Dachse habe ich nur einen Muskel von der Basis des Metatars. I entspringen sehen, der distal in zwei Bäuche gespalten ist Fig. 51 *abdh*). Bei Phoca (Humphry, Journal of An. and Phys. Vol. II) sind starke Reductionen aller tiefen Fusssohlenmuskeln eingetreten, so auch des Abduct. und Flexor brev. hall.; desgl. bei Oryeteropus Edentaten, Humphry l. c. pag. 317.

finden sich drei bei Affen und beim Menschen. 1) Abductor hallucis: entspringt vom Fersenbein, der Fascia plantar. und in verschiedenem Grade vom Os naviculare und den Ossa cuneiformia. 2) Flexor brevis hallucis medialis. 3) Flex. brev. hall. lateralis. Die zwei letzteren entspringen in der Regel gemeinsam, zuweilen getrennt in verschiedener Weise vom Tarsus und den Basaltheilen des Metatarsus und heften sich an die Sesambeine fest. Der N. plant. int. versorgt alle drei Muskeln; er verläuft stets medial vom Fersenbein zwischen dem Abductor und dem Skelete zur Oberfläche des Flex. brevis, um sich in ihm zu verzweigen und Hautäste an die medialen Zehenränder abzugeben[1].

Wenn wir es unternehmen, die drei Muskeln der Affen auf den Typus der Aplacentalien zurückzuführen, so finden wir noch bei den Affen die trefflichsten Belege für die Zusammengehörigkeit des Flex. brev. med. und later. Schon an den wenigen von mir untersuchten Exemplaren kann ich dieselbe nachweisen. Bei Ateles ist der Flex. brev. ein einziger Muskel, welcher durch die Sehne des langen Beugers vom Cap. obl. (des Adductor) ganz scharf getrennt ist. Zur Insertion dient einzig das mediale Sesambein. Bei Cercopithecus ist der Flex. lat. nur dargestellt durch distale Muskelfasern, welche vom medialen Sesambeine unter die Sehne des langen Beugers zum lateralen Sesambeine sich begeben. Bei Cebus sind diese Muskelbündel unter der Sehne des langen Beugers abgetrennt und stellen nun in der That einen ganz selbständigen Muskel dar (Fig. 52, 53 *fll*). Er befindet sich zwischen dem Flexor medialis und dem Caput obliquum, bedeckt von der Sehne des langen Beugers (Fig. 52 *fhl*)[2]. Hieran reihen sich die menschlichen Verhältnisse; doch besteht beim Menschen noch zumeist ein inniger Zusammenhang der zwei Muskeln in ihrem Ursprunge. Ein schönes Beispiel für das

---

[1] Die einzige Angabe über die Innervation des Flexor brevis hallucis der Affen finde ich bei Champneys (l. c. pag. 204 Anmerk.) über Chimpanze. Ch. gibt an, dass er keine Nerven vom Ram. prof. des Nerv. plantar. lat. auffinden konnte »as sometimes in man«, sondern nur vom N. plant. intern. Wir schliessen daraus, dass der Flexor brevis nicht wie beim Menschen mit dem Adductor hall. (Contrah. I) verwachsen war.

[2] Für die Spaltung des Flexor brevis in einen medialen und einen lateralen Kopf finden sich bei der Durchsicht der sehr reichen Literatur alle denkbaren Uebergangsformen. Die wenigen Beispiele, an welchen ich den Trennungsprocess zu erläutern suchte, liessen sich daher mit Leichtigkeit vermehren. Ich verweise auf die Untersuchungen von: Cuvier, Vrolik, Duvernoy, Church, Champneys, Santi Sirena, Bischoff etc.

Verwachsen der lateralen Flexorpartien mit dem Contrahens (Adductor) hallucis liefert uns neben den menschlichen Zuständen der Orang (Fig. 54). Flexor brevis (*flbr*) und Adductor hallucis (*addh*) bilden hier eine einheitliche Muskelplatte, welche keine natürliche Grenze zwischen ihren Bestandtheilen erkennen lässt und zwei Nerven, a) den N. plantaris internus (*npli* Fig. 54), b) den Ramus profundus (*rpr*) des N. plant. ext. (*nple*) empfängt. Alle diejenigen Muskelfasern, welche vom ersteren Nerven versorgt werden, gehören dem Flexor brev., die übrigen dem Contrahens (Adductor) hallucis an[1]).

Versuchen wir nun für die Entstehung des Abductor hallucis aus dem primären Zustande der Aplacentalien eine Erklärung zu geben, so lautet dieselbe dahin: der von der Plantarfläche des Tarsus entspringende Flexor des Ornithorh., Dasyurus etc. erlangte allmälig, wie wir Aehnliches bei Didelphys sahen (Fig. 49 *t*), Beziehungen zur Plantarfascie. Indem die Ursprungsfasern auf jener Fascie proximalwärts wanderten, erreichten sie schliesslich das Fersenbein und gewannen dadurch die bei den Primaten regelmässige Lagerung oberhalb der Nervi plantares. Dass nun in der That eine enge verwandtschaftliche Beziehung zwischen dem Abductor und Flexor hallucis besteht, das zeigt sich noch unter den Affen bei Cercopithecus und Ateles in auffälligster Weise. Im Ursprunge vom Os naviculare und den Keilbeinen hängen beide Muskeln noch eng zusammen, ein Nervenstämmchen (Ast des Nerv. plant. int.) theilt sich gabelig in zwei Zweige, von denen der eine zum Abductor, der andere zum Flexor verläuft[2]). Bei Cebus (conf. Champneys) und beim Orang fand ich beide Muskeln selbständiger. Bekannt ist es aber vom Menschen,

---

[1]) Dass die Entstehung des Musc. opponens hallucis, dessen Vorhandensein man lange beim Orang, Macaco (Halfort) etc. kennt, allein aus dem Flexor brevis medialis herzuleiten ist, bedarf keiner besondern Auseinandersetzung mehr, nachdem für die des Opponens digiti V aus den Musc. flexor brevis dig. V Beweise beigebracht sind, durch welche die secundäre Natur der Opponensbildung festgestellt wurde. Ueberall da, wo der Flexor brevis am distalen Ende des Metatarsale I inserirt, haben wir die ersten Anfänge einer Opponensbildung.

[2]) Champneys (l. c.) beschreibt den Ursprung bei Cynocephal. anubis, ausser einem Kopf vom Fersenbein, gleichfalls von der äusseren und inneren Seite des Os scaphoides; auf der rechten Seite entspringen die Fasern sogar von der Tarsometatarsalverbindung. — Beim Chimpanze beschreibt Vrolik Ursprungsfasern des Abductor hall. vom Entocuneiforme, diese hält Champneys für Theile des Flexor brevis. Das allein mag schon zeigen wie schwierig es ist, eine scharfe Grenze zwischen den zwei Muskeln zu ziehen.

dass der Abductor am medialen Fussrande zuweilen noch innig mit dem Flexor brevis lateralis zusammenhängt. An jugendlichen Objecten sind derartige Zustände nicht selten.

d) Musculi interossei pedis. Nachdem ich vor einiger Zeit von den Musculi interossei beim Menschen nachgewiesen habe, dass sie alle sieben ursprünglich plantare Muskeln seien, welche erst während der fötalen Entwicklung allmälig zwischen die Metatarsalien hineinwandern, um erst später als Musc. interossei plantares et dorsales sich unterscheiden zu lassen, so bliebe mir nur noch übrig, auch eine gleiche Entwicklungsreihe in der Stammesgeschichte aufzufinden. Diese Aufgabe ist eine überaus einfache. Es sind nämlich bei den Affen bereits so viele Thatsachen bekannt geworden, dass an ihnen der Entwicklungsgang beim Menschen in vortrefflicher Weise demonstrirt werden kann. Champneys (l. c.) überhebt uns jeder weiteren Schilderung, indem er auf den interessanten Vorgang einer Wanderung der Interossei von der Planta zum Dorsum pedis aufmerksam macht. Dieses stellt sich nach ihm in folgender Reihe dar:

a) ganz plantare Lage besitzen die Interossei bei Cebus, Cynocephal. Anub. (gleich wie bei den Carnivoren),

b) nicht so ausgesprochen dorsale Lage wie beim Menschen besitzen sie beim Chimpanze und Gorilla.

Bei den von mir untersuchten Affen vertraten Cebus, Cercopithecus das primitivere, Ateles, Inuus und der Orang das entwickeltere Stadium. Die noch jetzt so häufig vertretene Anschauung, dass sich die Interossei der Affen von denen des Menschen nur in der Gruppirung um die Mittelzehe unterschieden, ist daher eine ungenügende. Die Verschiedenheiten sind, wie wir sahen viel tiefer greifende. Aus der ursprünglich plantaren Lage der Muskeln bei einigen Affen und in früheren Entwicklungsperioden des Menschen erklären sich genügend die Verschiedenheiten, welche überhaupt bezüglich dieser Muskeln bekannt sind.

Bei den niederen Säugethierabtheilungen scheinen die plantaren Lagerungsbeziehungen durchgehends ausgesprochen zu sein. So entspringen z. B. bei den Beutelthieren (Fig. 50 *i*) die sieben Muskeln entweder getrennt (Didelphys) oder gemeinsam (Dasyurus) von den Basaltheilen der vier lateralen Metatarsalien und inseriren theils plantar theils seitlich an den Sesambeinen und den Basen der Grundphalangen. Bei den Carnivoren und Nagern scheinen sich ganz gleiche Verhältnisse zu finden wie ich es vom Dachse aussagen kann (vgl. Meckel l. c. Bd. III pag. 667). Humphry (l. c. pag. 317)

konnte bei Phoca die Interossei nicht als dorsale oder plantare Muskeln unterscheiden; auch Devis (Journ. of Anat. and Phys. Vol. II erwähnt, dass bei Viverra civetta die Interossei mehr in der Fusssohle als zwischen den Ossa metatars. gelegen seien. Die Angabe Humphry's, dass beim Hunde die Interossei ebenso angeordnet seien wie beim Chimpanze, Gorilla, Macaco, Cercopithecus, beruht wohl auf einer Ungenauigkeit.

Unter den Nagethieren führen Hoffmann und Weyenbergh l. c. bei Sciurus vulgaris acht plantare Muskeln auf. Wenn diese Autoren jedoch die dorsalen als nicht vorhanden bezeichnen, so ist es in sofern unrichtig, als die bei Sciurus plantar gelegenen Muskeln den dorsalen der höheren Säuger homolog sind.

Bei Loris gracilis sind die gleichen Musc. interossei wie bei den Affen dorsalwärts gewandert und zwar in so auffallender Weise, dass sie sich mit Bündeln des Extensor brevis vereinigten.

Die Interossei haben sich bei dem sonst niedrig organisirten Schnabelthiere in eigenthümlicher Weise differenzirt. Auf Fig. 47 sehen wir die medialen Muskeln der zweiten, dritten und vierten und den lateralen der vierten Zehe in verschiedenem Grade auf die dorsalen Flächen der Metatarsalien gewandert, und zwar die zwei mittleren auf die medial von denjenigen Zehen gelegenen Knochen, an denen die Muskeln inseriren, die anderen zwei auf die gleichen Mittelfussknochen. Damit trifft sich hier ein Befund, der sich viel höher stellt als der selbst bei vielen Placentalen vorhandene.

---

Während des Druckes dieser Arbeit ersehe ich, dass F. C. Cunningham (Journ. of Anat. and Phys. Vol. XIII.) die tiefen Muskeln des Säugethierfusses in a plantare (Adductoren), b intermediäre (Flexoren), c dorsale (Abductoren) eingetheilt hat. Diese Eintheilung auf alle Säugethiere auszudehnen, halte ich für unrichtig, zumal selbst nach Cunningham ein Verwachsen der Schichten b und c »äusserst gewöhnlich« ist. Vielmehr glaube ich diese Dreitheilung als secundär aus den zwei ursprünglichen Schichten, meinen Interossei und Contrahentes, ableiten zu müssen. Allem Anscheine nach gehen die Interossei in einigen Classen, wie bei den Carnivoren, eine Sonderung ein, worüber der Verlauf der Nerven Aufschluss geben muss.

Als eine Ergänzung meiner Arbeit erachte ich den Nachweis, dass die Contrahentes digitorum auch bei den Carnivoren, Edentaten etc. ebenso wie bei den übrigen Säugern einen regelmässigen Bestandtheil des Fusses bilden.

---

# Erklärung der Abbildungen.

**Tafel XXXIV u. XXXV.** Fig. 46—54.

Fig. 46—47. Ornithorhynchus paradoxus. Fig. 46 plantare, Fig. 47 dorsale Ansicht; $c_1$—$_5$ Musculi contrahentes digitorum, *x* gemeinsame Ursprungsfläche für dieselben; *ah* medialer Muskel für die erste Zehe (Flex. hall. brev.); *abd* V Abductor dig. V; *npr* Ramus profund. des Nerv. plant. lat., er versorgt die Contrahentes und Interossei; *ni* Nerv. plant. int. innervirt den Muskel *ah*; (Fig. 47) *Jm 2*, *Jm 3*, *Jm 4* Musculi interossei mediales digitor. 2, 3, 4; *Jl 4* M. int. later. dig. 4.

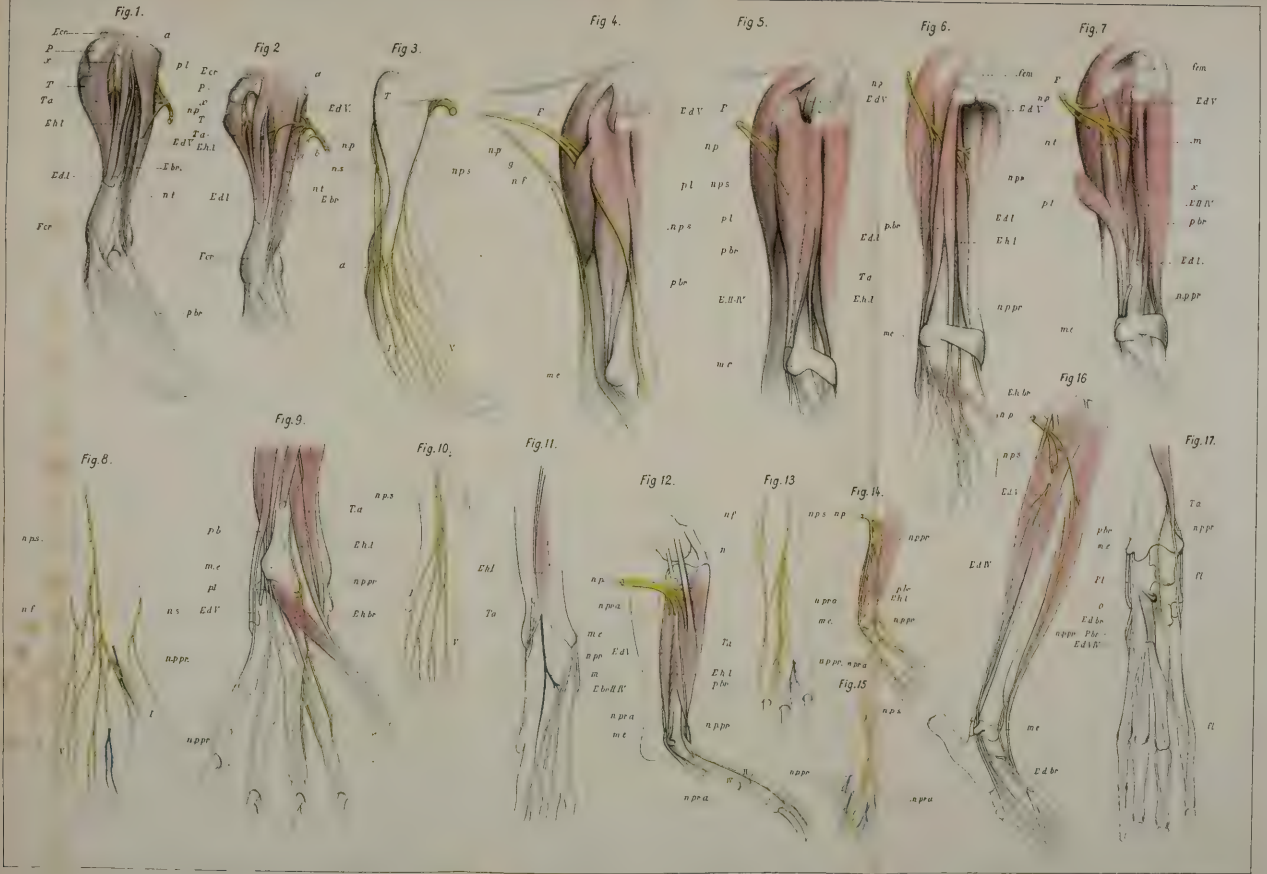
Fig. 48. Dasyurus hallucat., plantare Ansicht, es gelten dieselben Benennungen wie in Fig. 46. *m* gemeinsame Muskelplatte für die Contrahentes $c_2$, $c_3$ und $c_5$; *o* Zwischensehne in dieser Muskelplatte (*m*); *flbr* Flexor brevis digiti V.

Fig. 49—50. Didelphys cancr.: es gelten dieselben Bezeichnungen als wie in den vorigen Figuren; ausserdem aber: *t* feste, derbe Fascie, die dem Musculus *ah* zum Ursprunge dient und vom medialen Fussrande zur Fascia plant. pedis sich erstreckt; *co* Caput obliq.; *ctr* Cap. transv. des Contrahens dig. I ($c_1$).

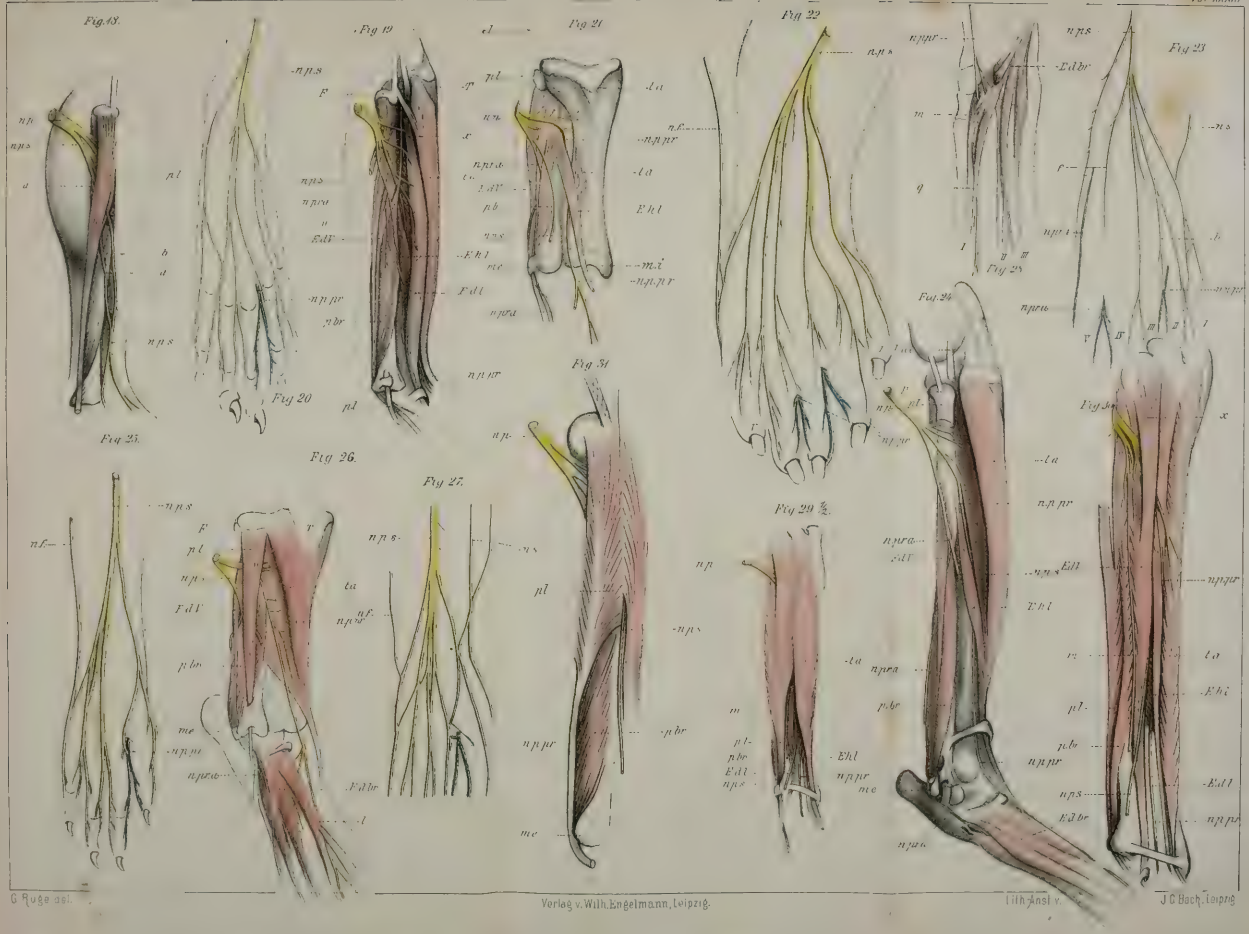
Fig. 51. Meles vulgaris: plantare Ansicht; Benennungen wie in den früheren Figuren.

Fig. 52—53. Cebus apella: plantare Ansicht der Musc. contrahentes und interossei pedis, die Bezeichnungen sind von denen der vorigen Figuren hergenommen. Ausserdem (Fig. 52): *fll* selbständiger gewordener lateraler Bauch des Flex. brev. hall.; *flm* Flexor medialis; *s* Muskel, der von der Ursprungssehne des *ctr* entspringt; *a* gemeinsamer, sehniger Ursprung der drei lateralen Contrah. ($c_2$, $c_4$, $c_5$); *x* abgelöster Muskelbauch des Abductor dig. V (*abd* V) zur Tuberositas des Metatars. V; *na* Nervenäste des Ram. prof. vom Nerv. plant. lat., die zwischen den Gruppen der Contrahentes und Interossei an die Metatarsophalangealgelenke verlaufen. (Fig. 53) *r* ein feines abgetrenntes Bündel der Contrahentes. Dasselbe verläuft über einem Gelenknerven (*na*), zur Endsehne des Musc. inteross. medial. dig. III; *l* die Mm. interossei laterales der Zehen, die übrigen sind die medialen der zweiten, dritten, vierten, fünften Zehe.

Fig. 54. Orang: plantare Ansicht der Muskeln und Nerven des Fusses. Die Bezeichnungen passen auf die früheren Figuren, mit Ausnahme folgender: *addh* Adductor hallucis, verwachsen mit dem Flexor brevis



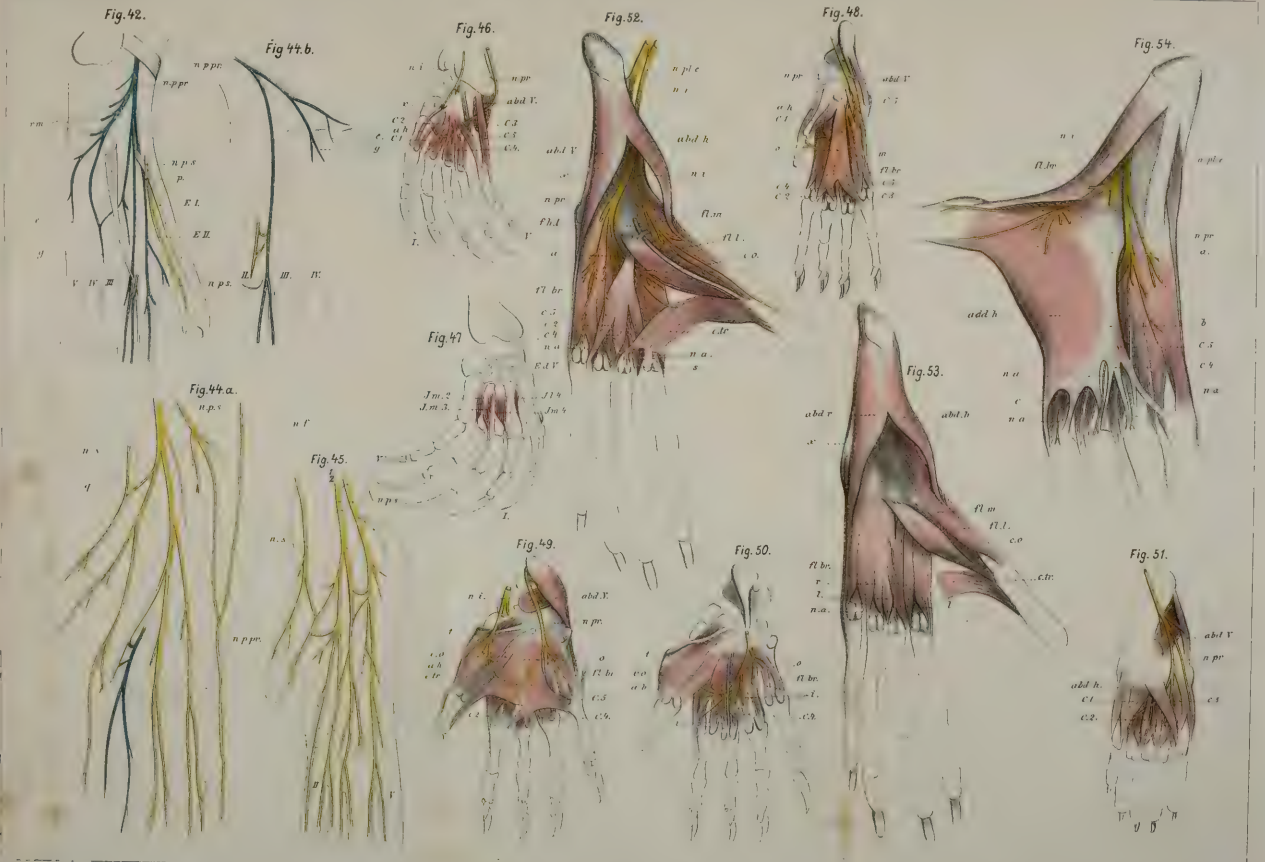

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.




G. Ruge ad. nat. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. J. C. Bach, Leipzig.

Verlag v Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith Anst v J G Bach, Leipzig




Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

(*flbr*); *a* sehnige gemeinsame Ursprungsplatte des Flex. brev. und Add. hall.; *b* Schnenstreif von der Basis des Metat. III zum Capit. desselben Knochen; *c* feste Sehnenbündel, welche von der plantaren Fläche der Capitula (Metatarsal. II und III) entspringen und in den Bauch des Adductor hallucis übergehen.

Für alle Abbildungen gemeinsam gelten folgende Bezeichnungen:

| | |
|---|---|
| $c_1$, $c_2$, $c_3$, $c_4$, $c_5$ | Musculi contrahentes digitorum; |
| *abd* V | Musc. abductor digiti quinti; |
| *flbr* | Musc. flexor brevis digiti quinti; |
| *abdh* | Musc. abductor hallucis; |
| *flm* | Musc. flexor hall. brevis medialis; |
| *fll* | Musc. flexor hall. brevis lateralis; |
| *co* | Caput obliq. des Contrahens digiti I; |
| *ctr* | Caput transvers. des Contrahens digiti I; |
| *addh* | (Fig. 54) Adductor hallucis (Contrahens); |
| *nple* | Nervus plantaris extern.; |
| *ni* | Nervus plantaris internus; |
| *npr* | Ramus prof. des Nerv. plant. ext. |
| *na* | Gelenkäste vom Ram. profundus. |

# Kleinere Mittheilungen.

## Labyrinthodon Rütimeyeri.

### Ein Beitrag zur Anatomie des Gesammtskelets und des Gehirns der triassischen Labyrinthodonten.

Von

**Dr. R. Wiedersheim,**
Professor in Freiburg i. B.

---

Im paläontologischen Museum zu Basel befindet sich ein Labyrinthodont, welcher 1864 von Herrn Architect Frey in einem Buntsandsteinbruch zu Riehen (erste Station der Linie Basel-Schopfheim) gefunden wurde. Prof. Rütimeyer hatte die Freundlichkeit, mir dessen Beschreibung anzuvertrauen und ich habe dieselbe mit drei Tafeln ausgestattet in dem Jahrgang 1878 der Abhandlungen der Schweizer. paläontologischen Gesellschaft niedergelegt. Die zwei ersten Tafeln stellen das Thier auf Platte und Gegenplatte in Lebensgrösse dar, während die dritte ein restaurirtes Bild desselben in halber Naturgrösse vor Augen führt.

Ich habe Grund anzunehmen, dass dieser Fund ein weit über die eigentlichen geologischen und paläontologischen Kreise hinaus sich erstreckendes Interesse beanspruchen darf und so möchte ich ihn im Morphologischen Jahrbuche auch den anatomischen und zoologischen Fachgenossen zugänglich gemacht wissen. Was ich hier gebe, ist nur ein kurzer Auszug der obgenannten Arbeit, auf die ich Jene verweisen muss, welche sich einen Ueberblick über die gesammte, die Labyrinthodonten behandelnde Literatur und namentlich über die reichen Ergebnisse der amerikanischen und englischen Forschungen in den letzten zehn Jahren verschaffen wollen. Sie finden dabei auch meine Auffassung zur Entstehung des Amphibienstammes überhaupt niedergelegt, ein Thema, worüber ich im Laufe der letzten vier Jahre anlässlich meiner Studien über die heutigen Vertreter dieser Ordnung viel nachgedacht habe.

Was man bis jetzt von dem Bau der triassischen Labyrinthodonten kannte, erstreckt sich fast einzig und allein auf den Schädel, welcher namentlich durch die Arbeiten H. v. Meyer's, Burmeister's, Plieninger's und Quenstedt's klar gelegt worden ist. Ausserdem besass man nur spärliche Reste von einigen Rippen, Kehlbrustplatten und vom Atlas des Mastodonsaurus. Dies ist Alles und man hatte keine Ahnung von den Extremitäten, der Organisation der Wirbelsäule, sowie dem Schulter- und Beckengürtel, konnte sich somit überhaupt durchaus kein Bild eines Labyrinthodonten der

Trias in seinem Gesammtbau vergegenwärtigen. Dass jene Thiere »Froschsaurier« gewesen, entbehrt ebenso der Begründung, wie die Annahme, dass sie im Wesentlichen den Typus der Ganocephalen repetiren. Letztere wurden überhaupt allzugerne mit ihnen verwechselt und man war lange Zeit gewöhnt, beide unter einem und demselben Gesichtspunkt aufzufassen. Wie sehr Unrecht man daran that, lehrt ein Blick auf den Riehener Fund, an dessen Hand wir uns die erste klare Vorstellung von den eigentlichen Labyrinthodonten bis in's einzelnste Detail des Skelets und sogar des centralen Nervensystems zu machen im Stande sind.

Das ganze Thier ist nur im Abdruck erhalten, dagegen müssen die von Skelettheilen umschlossenen Höhlen, wie z. B. das Schädel- und Wirbelrohr, nach dem Tod von feinem, sandigem Schlamm erfüllt worden sein, wodurch uns ein vortrefflicher Ausguss derselben erhalten und ein Einblick in die ausserordentlich niedrige Organisation des Gehirnes ermöglicht ist. Letzteres erinnert am meisten an das Gehirn der Ganoiden, in Manchem auch an das der Phanerobranchiaten (Ichthyoden), jedoch kann hier nicht näher darauf eingegangen werden. Der Suspensorialapparat des Schädels ist, ganz wie bei Siren, Proteus und Menobranchus nach vorn und abwärts gerichtet, also ganz entgegengesetzt dem der Anuren und gewisser geschwänzter Amphibien. Die Zähne waren alle ziemlich gleichmässig entwickelt und zeigten eine Anordnung, welche an den Doppelbogen von Menopoma und der Gymnophionen erinnert. Im Uebrigen lässt sich nichts Genaueres über den Bau des Schädels aussagen, da, wie oben bemerkt, nur ein Ausguss desselben vorliegt und kein einziger Schädelknochen erhalten ist. Dennoch genügen die Abdrücke, welche die Mandibular- und Maxillarspangen hinterlassen haben, um seine Form und Grösse im Allgemeinen zu bestimmen. Seine Länge beläuft sich auf 9, seine grösste Breite auf 7—8 cm. Es sind dies in Anbetracht der Gesammtlänge des Thieres von 48 cm ganz respectable Zahlen, wie sie uns bei keinem jetzt lebenden Urodelen in demselben Verhältnisse wieder begegnen.

Die Wirbelsäule ist ebenfalls nur im Abdruck erhalten und zwar so, dass die oberen Bogen und die zugehörigen Processus spinosi sammt dem Ausguss des Wirbelcanales auf die eine, die Wirbelkörper auf die andere Platte zu liegen kommen. Letztere waren tief biconcav und es ist sehr interessant, zu beobachten, wie an die Stelle der ein intervertebrales Wachsthum zeigenden Chorda dorsalis die Gesteinsmasse getreten ist, wodurch wir sie in so vortrefflicher Art und Weise reproducirt sehen, dass wir uns ein vollkommen klares Bild davon entwerfen können. Man hat Grund anzunehmen, dass circa 20—22 praesacrale, 2 sacrale und 11—12 caudale Wirbel existirten. Weitaus das meiste Interesse beanspruchen die letzteren, indem sie gegenüber den praesacralen und sacralen von fast verschwindender Kleinheit sind und ein Schwänzchen componiren, das als stummelartiger Anhang nur wenige Centimeter den Beckengürtel nach hinten überragte.

Jeder praesacrale Wirbel — vielleicht mit Ausnahme des ersten — trug ein wahrhaft monströses Rippenpaar. Die einzelnen Rippen zeigten jedoch keine stärkere Krümmung als diejenigen der heutigen Urodelen d. h. sie lagen fast einzig und allein in der dorsalen Körperwand, ohne irgend wie auf die Ventralseite überzugreifen. Die längsten maassen über 6 cm und im Querdurchmesser 1,5 cm. Dem Rippencharakter entsprechend muss der Rumpf sehr breit gewe-

sen sein. Von Bauchrippen ist nirgends etwas erhalten; sie scheinen überhaupt nicht existirt zu haben.

Ueber den Schultergürtel bin ich insofern nicht ganz in's Klare gekommen, als die Theile zu sehr verworfen sind, als dass man sie mit voller Sicherheit wieder zusammensetzen könnte. Was man aber klar erkennt, sind zwei in der Medianlinie eng zusammenstossende schildartige Coracoïde, welche am meisten an diejenigen von Ichthyosaurus erinnern. Von Kehlbrustplatten im Sinne derjenigen der Ganocephalen, der »Mikrosaurier« (Dawson) der Kohle und der bis jetzt bekannten triassischen Labyrinthodonten ist nichts nachzuweisen, wie auch jede Andeutung eines Hautpanzers fehlt. Das Thier war offenbar nackthäutig wie die heutigen Amphibien.

Von höchstem Interesse ist der Beckengürtel, der demjenigen der heutigen Urodelen sehr nahe kommt, sich aber von letzterem dadurch unterscheidet, dass an der Stelle des Knorpelsaumes am Vorderrand des Sitzbeines, wie ihn namentlich die Gattung Spelerpes sowie die Ichthyoden und Derotremen in stärkerer Entwicklung zeigen, ein selbständig angelegtes Os pubis auftritt. Letzteres legt sich so eng an den Vorderrand des Os ischii an, dass keine Spur eines Foramen obturatum existirt, der einzige mir bekannte Fall eines Mangels dieses Loches in der ganzen Wirbelthierreihe, wo es sich um die selbständige Anlage aller drei Beckenknochen handelt. Nur die Dicynodonten zeigen ähnliche Verhältnisse. Ueber die Gründe, welche mich zu der Annahme bestimmen, dass das Schambein als selbständige Bildung von den heutigen Urodelen in früheren Entwicklungsstufen ebenfalls besessen war, aber im Laufe der Zeit als solche wieder verloren ging, lese man in der Original-Arbeit nach.

Die vordere und hintere Extremität ist gleich massig und gleich lang entwickelt; beide deuten auf eine sehr starke Ossification und geringe Knorpelzonen hin. Die erstere componirt sich aus dem Humerus, dem Radius, der Ulna, einem wahrscheinlich aus acht Einzelknöchelchen bestehenden, salamanderähnlichen, wohl ossificirten Carpus, aus vier Metacarpalia und vier Fingern. Mittelhandknochen sowie die einzelnen Phalangen stellen sehr kurze, tief eingeschnürte und an beiden Enden stark aufgetriebene Doppelkegel dar, ganz ähnlich denjenigen der Spelerpes-Arten und sehr verschieden vom Reptiliencharakter. Ganz dasselbe gilt auch für den Fuss, nur dass hier fünf Zehen zur Entwicklung kamen.

Ueber Femur, Tibia und Fibula ist nichts Besonderes zu notiren, dagegen ist vom Tarsus zu bemerken, dass er mit dem der heutigen Amphibien nichts zu schaffen hat und dass er durch alleinige Entwicklung der proximalen, aus zwei, oder vielleicht nur aus einem Stück bestehenden Tarsalreihe demjenigen der Dinosaurier am nächsten kommt.

Der Erhaltungsgrad fast aller Skelettheile unseres neuen Labyrinthodonten ist ein so vortrefflicher, dass man sich mit leichter Mühe eine Vorstellung von seinem früheren Aussehen entwerfen kann.

Wir haben es offenbar mit einem auf das Landleben berechneten Geschöpfe zu thun, das in seinem Skeletbau eine merkwürdige Combination von Reptilien- und Urodelen-Charakteren repräsentirt, obgleich letztere bedeutend vorwalten. Eine ähnliche Leibesform kommt in der heutigen Wirbelthierwelt, was die fertigen, ausgebildeten Typen betrifft, nicht mehr vor. Ein schwerer plumper, sehr in die Breite entwickelter Kopf, der über ein Fünftel der ganzen Körperlänge ausmachte, sass ohne den vermittelnden Uebergang eines eigentlichen Halses auf

einem nicht minder schwerfälligen, gedunsenen, krötenähnlichen Rumpf, dessen Wände vom Rücken her durch ausserordentlich lange und starke Rippen gestützt wurden. Dieser so beschaffene Rumpf setzte sich nach hinten von der Beckenregion in ein verkümmertes, stummelähnliches Schwänzchen fort und wurde von zwei Paaren gleich langer stark knochiger Extremitäten getragen. Die kräftige Entwicklung derselben stand in richtigem Verhältniss zu der Schwere des ganzen Körpers, der sich aber trotzdem wahrscheinlich nur einer langsamen Fortbewegung zu erfreuen hatte. Der Gang des Thieres kann bei der Breite desselben und den weit abstehenden Extremitäten nur ein unbehülflicher, mehr oder weniger watschelnder gewesen sein, ganz so, wie wir ihn an einer Kröte beobachten, wenn sie sich möglichst rasch einer drohenden Gefahr zu entziehen sucht.

In seinem äusseren Habitus war der **Labyrinthodon Rütimeyeri** eine in ihrer letzten Entwicklungsphase stehen gebliebene, noch mit dem anhängenden Quappenschwanze versehene, monströse Krötenlarve, deren Hinterextremitäten in der Entwicklung zurückgeblieben sind.

Ueber die weitere Ausführung und das Verhältniss der Beckenlage zur Rumpfhöhle, sowie über die Stellung des Thieres zu den heutigen Amphibien kann ich mich hier nicht weiter verbreiten und verweise auf die Originalabhandlung sammt den beigegebenen Abbildungen.

Lindau, im April 1878.

---

## Ueber die Homologie der sog. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten.

(Zugleich als Gegenerwiderung an Herrn Professor C. Semper und Herrn Dr. H. Eisig.)

Von

**Max Fürbringer.**

---

In meiner Abhandlung »Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten«[1] hatte ich auf pag. 101 bis 104 Gelegenheit genommen, die namentlich von Semper betonte Homologie der Urniere resp. der Urnierencanälchen der Vertebraten mit den Segmentalorganen der Anneliden einer kurzen Besprechung zu unterziehen. Auf Grund derselben war ich zu dem Schlusse gekommen, dass es sich bezüglich dieser Homologie zunächst um nichts weiter als um eine Hypothese handele, dass aber von einem Beweise und danach von einer wirklichen Theorie erst dann die Rede sein könne, wenn eine Anzahl von mir speciell namhaft gemachter Verschiedenheiten in dem Verhalten beider Organe beseitigt resp. zu Gunsten einer Homologisirung beider erklärt würden.

[1] Dieses Jahrbuch. Band IV. 1878. pag. 1—112.

Diese kurze Auseinandersetzung hat inzwischen von zwei Seiten her Widerspruch erfahren, einmal von Herrn Professor C. SEMPER, der in einer an mich gerichteten Erwiderung[1] meine einzelnen Einwände bespricht und zu entkräften sucht, dann von Herrn Dr. H. EISIG[2], der auf Grund eigener Untersuchungen über die Segmentalorgane gewisser Anneliden meine Forderungen z. Th. erfüllt zu haben glaubt.

Insofern es sich hierbei theils um neue Beobachtungen, theils um eine eingehendere Begründung der Ansichten meiner Gegner handelt, dürfte eine Besprechung derselben, und damit überhaupt eine eingehendere Discussion der bezüglichen morphologischen Frage am Platze sein.

Bevor ich mich indessen dazu wenden kann, bin ich leider gezwungen, auf eine am Eingang seiner Erwiderung gegebene Erklärung SEMPER's, dass er die bezügliche Homologie nie wie ich behauptet als Theorie, sondern immer nur als Hypothese behandelt habe, einzugehen. Diese Erklärung bringt mich selbstverständlich in den Verdacht, SEMPER falsche Behauptungen insinuirt zu haben, und ist wohl geeignet, bei jedem Leser Zweifel an der Richtigkeit und Beweiskräftigkeit meiner beiden auf SEMPER's Abhandlungen verweisenden Citate aufkommen zu lassen. Meine Antwort hierauf soll lediglich darin bestehen, dass ich die beiden citirten Stellen aus den betreffenden Abhandlungen SEMPER's unter Anführungszeichen wörtlich ausschreibe, wobei ich die Worte, die mir für meine Behauptung besonders beweisend erschienen, mit gesperrter Schrift wiedergebe[3].

Das eine Citat war SEMPER's »Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen«[4] entnommen. Hier (III. Die allgemeine Bedeutung der Segmentalorgane der Haie pag. 21 f.) betont SEMPER, dass er, das allgemeine Resultat anticipirend, die betreffenden Organe der Haie bereits Segmentalorgane genannt

---

[1] Sind die Segmentalorgane der Anneliden homolog mit denen der Wirbelthiere? Dieses Jahrbuch. Bd. IV. 1878 pag. 322—327.

[2] Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mitth. a. d. Zoolog. Station zu Neapel? Bd. I. pag. 93—118 m. Taf. IV. — Der Güte des Verfassers verdanke ich die Mittheilung der Druckbogen und weitere briefliche Aufklärungen über das Verhalten dieser Segmentalorgane.

[3] SEMPER betont zugleich, dass er nicht — wie das aus dem von mir pag. 104 meiner Abhandlung gebrauchten und von ihm wörtlich citirten Satze hervorzugehen scheine — die Hypothese durch sich selbst zu beweisen versucht habe. — Allerdings, ich gebe das gern zu, erlaubt die von mir gebrauchte Fassung, diesen Sinn aus meinem Satze herauszulesen, — aber wohl nur dann, wenn man sich um den sonstigen Inhalt meiner ganzen Ausführung auf p. 101 bis 104 nicht kümmert. Nach dem Zusammenhange mit dem Sinne derselben dürfte es wohl nicht zweifelhaft sein, dass ich glaubte Einsprache erheben zu müssen, wenn, wie dies SEMPER meiner Meinung nach gethan habe, die Homologie der Segmentalorgane der Anneliden und der Urniere (resp. der Urnierencanälchen, um es schärfer zu präcisiren) nicht als eine hypothetische, sondern als eine wirklich bewiesene aufgeführt werde. SEMPER aber gar zuzutrauen, dass er seine Hypothese durch sich (d. h. die Hypothese) selbst habe beweisen wollen, daran habe ich nicht im Entferntesten gedacht.

[4] Arbeiten aus d. zool.-zootom. Institut in Würzburg. 2. Bd. pag. 1 f. Würzburg, 1874.

habe, ohne die Berechtigung dazu bisher nachgewiesen zu haben, und fährt fort, dass er nun versuchen wolle, »einmal den Beweis ihrer Identität in Bau, Lagerung und Entstehung mit den Segmentalorganen der Gliederwürmer zu liefern, und zweitens die von andern Gesichtspunkten aus gegen diese Homologisirung auszuführenden Argumente zu widerlegen.« Es folgt nun sub A (pag. 21 — 24) der Versuch, diese Identität nachzuweisen, und schliesst mit den Worten (pag. 24): »Der Homologisirung der Segmentalorgane der Haie und Anneliden steht hiernach nichts mehr im Wege, denn die Uebereinstimmung in Bau, Lagerung und Entstehung derselben ist eine weit grössere, als sie z. B. zwischen den Organen der verschiedenen sogenannten Würmer stattfindet«. Das Detail dieses Identitäts-Beweises anlangend, so wird zunächst die Identität im Bau nachzuweisen gesucht. Hinsichtlich des Wimpertrichters der Segmentalorgane der Anneliden heisst es (pag. 21), dass er nicht selten fehle, »wo er aber vorkommt, lässt er sich ohne Weiteres dem Segmentaltrichter der Haie vergleichen«, bezüglich des Drüsentheils (pag. 21, 22), dass der Knäuel von Hirudo dem drüsigen Theile bei den Wirbelthieren sich »ohne Weiteres gleichstellen« lasse. »Die Verschiedenheit im histologischen Bau« — etc. — »beweist gar nichts gegen die Homologisirung« etc. (pag. 22). Unter Identität in der Lagerung wird die, den »typisch ausgebildeten« Segmentalorganen der Anneliden zukommende, besondere Vertheilung in zwei Segmente aufgeführt und mit dem bezüglichen Verhalten der Segmentalorgane der Haie verglichen. »Hierin,« fährt Semper (pag. 23) fort, »sehe ich den schärfsten Beweis für die Gleichheit in der Lagerung dieser Organe« etc. Hinsichtlich der Identität in Entstehung wird, bei dem Mangel einer genaueren Kenntniss derselben, auf einen speciellen Nachweis vorläufig verzichtet, ein allgemeinerer hingegen für ausführbar gehalten (pag. 23). — Sub B (Schwierigkeiten der hier vertretenen Anschauung pag. 24 f.) betont Semper, dass von andern Gesichtspunkten aus gegen die Homologie der Segmentalorgane der Haie und Anneliden directe und indirecte Argumente aufgeführt werden könnten. »Zu einer völligen Sicherstellung der bis dahin gewonnenen Resultate gehört somit noch der Nachweis, dass keine der etwa dagegen vorzubringenden Argumente unwiderleglich oder mit ihr unvereinbar sind« (pag. 24). Es werden zunächst zwei directe Einwände aufgeführt, von denen der eine (die morphologische Ungleichheit der ausführenden Abschnitte beider Organe) mit den Worten (pag. 25): »Wenn man aber bedenkt, dass die Verbindung des Drüsentheils mit dem Ausführungsgange in beiden Fällen eine secundär durch Verwachsung entstandene ist, so leuchtet ohne Weiteres die Kraftlosigkeit dieses Argumentes ein« beseitigt wird, der andere (das Vorkommen der sog. Urniere Leuckart's beim Blutigel und ihre event. Vergleichbarkeit mit der Urniere der Vertebraten) nach einer kurzen Besprechung dahin entschieden wird (pag. 25), dass ein »morphologischer Vergleich zwischen der Urniere der Blutigel und derjenigen der Wirbelthiere unmöglich ist.« Hierauf wendet sich Semper gegen die indirecten Argumente. Damit betritt er ein weit allgemeineres Gebiet, das der Verwandtschaft der Anneliden und Vertebraten überhaupt, wobei ich hinsichtlich des Details seiner Ausführungen auf den bez. Text selbst pag. 25—34, verweisen muss, und gelangt schliesslich zu der Entscheidung: »Die speciellen aus der veränderten Auffassung hervorgegangenen Folgerungen sind also weit davon entfernt, zu Absurditäten zu führen; keine einzige Schwierigkeit

bleibt unwiderleglich oder ist grösser, als die mit jeder andern Anschauung auch verbundene« etc. (pag. 32) und: Unter keinen Umständen kann ich hiernach die bisherige Bezeichnung von Bauch und Rücken bei Wirbellosen und Wirbelthieren als ein stichhaltiges Argument gegen die Identificirung der Segmentalorgane der Haie und Anneliden und gegen die daraus direct entspringende Anschauung ansehen, dass nicht die Ascidien, wohl aber die Ringelwürmer die nächsten Verwandten derjenigen Urformen seien, aus denen einerseits die Annulaten und Arthropoden, andererseits die Vertebraten hervorgegangen sind« (pag. 34). — Damit aber sind directe und indirecte Argumente widerlegt »und die völlige Sicherstellung der bis dahin gewonnenen Resultate« d. h. der Homologisirung der Segmentalorgane der Haie und Anneliden (welcher schon auf pag. 24 »nichts mehr im Wege stand«) ist erfolgt.

Mein zweites Citat bezog sich auf die zwei Jahre später erschienenen »Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere«[1]; die bezügliche Aeusserung Semper's lautet hier (pag. 324): »Es ist, glaube ich, durch meine zwei ersten Arbeiten[2] zur Genüge erwiesen worden, dass das Urogenitalsystem der Wirbelthiere nach dem gleichen Typus gebaut ist, wie das der Anneliden«.

Nach diesen Ausführungen Semper's, die wohl verstanden nicht einer im ersten Rausche der Entdeckung geschriebenen Mittheilung, sondern vielmehr zwei grösseren um Jahre auseinanderliegenden Veröffentlichungen entnommen und inzwischen auch nicht widerrufen worden waren, glaubte ich ein Recht zu haben, wenn ich behauptete, dass Semper die Homologie der Segmentalorgane[3] der Anneliden und der Wirbelthiere nicht als eine hypothetische, sondern als eine erwiesene ansehe. In dieser meiner Auffassung wurde ich bestärkt durch die Wahrnehmung, dass seit dem Erscheinen von Semper's »Stammesverwandtschaft« sowohl in seinen eigenen als in den bezüglichen unter seiner Leitung entstandenen Arbeiten die Urnierencanälchen der Vertebraten ohne Weiteres als Segmentalorgane aufgeführt wurden; denn ich war der Ansicht, dass man einer blossen Hypothese zu Liebe so durchgreifende begriffliche Aenderungen und Abweichungen von der bisher zu Recht bestehenden Nomenclatur nicht statuiren würde. Dass übrigens diese Auffassung der Semper'schen Ausführungen auch von Andern getheilt wurde, bewiesen mir die verschiedenen Referate über die bezüglichen Abhandlungen.

Semper's Erwiderung zeigt uns nun, dass wir mit dieser Auffassung uns im Irrthume befanden. Er hat die Homologie der Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten immer nur als Hypothese behandelt und eine weitere Anmerkung (pag. 322 Anm. 2) belehrt mich, dass er die Richtigkeit der Hypothese zu beweisen versucht habe, dass er diesen Versuch für gelungen

---

[1] Arbeiten a. d. zool.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. III. Hamburg 1876. pag. 115 f.

[2] Stammesverwandtschaft etc. und Urogenitalsystem der Plagiostomen.

[3] Im Folgenden werde ich die Bezeichnung »Segmentalorgane« lediglich zum Zwecke der bequemeren Auseinandersetzung mit meinen Gegnern gebrauchen, ohne damit irgend welche Zustimmung zu dieser mir, namentlich nach Eisig's Nachweisen (a. a. O. pag. 108 Anm. 1), ganz verfehlt erscheinenden Nomenclatur auszudrücken.

gehalten und noch halte, dass es aber ein Versuch sei und als solcher, wie ursprünglich jede Homologisirung, eine Hypothese sei oder auf eine solche basire, — was ausdrücklich zu betonen er freilich für überflüssig gehalten habe. SEMPER hält dies Alles für selbstverständlich, — ich bemühe mich vergebens, in den Sinn dieser Dialektik einzudringen. Wie man nach so bestimmten früheren Erklärungen davon sprechen kann, dass man die Homologie immer nur als Hypothese behandelt habe, und dabei zugleich anführen kann, dass man den Versuch des Beweises für die Richtigkeit dieser Homologie für gelungen halte, dass derselbe aber doch nur eine Hypothese sei oder auf einer solchen beruhe — das ist mir vollkommen unverständlich, da ich doch nicht annehmen mag, dass es sich hier überhaupt um eine ganz besondere Flüssigkeit der Begriffe handelt. Wer aber ferner von einer grundlegenden Hypothese seiner Wirbelwurmtheorie spricht[1], d. h. wer eine Theorie auf eine Hypothese basirt, wer andererseits auf mit »wohl« und »wahrscheinlich« einhergehende Prämissen einen resp. zwei Beweise aufbaut[2], der legt mir allerdings damit nahe zu vermuthen, dass er die Begriffe »Hypothese«, »Theorie«, »Beweis« in einem anderen als dem herkömmlichen Sinne gebraucht.

So viel zu meiner Vertheidigung und Wahrung als Citator. Im Uebrigen freue ich mich, constatiren zu können, dass nach SEMPER's jetziger Erklärung (posito, dass er unter Hypothese eine erst zu beweisende Annahme versteht) unsere Gegensätze viel von ihrer Schärfe verloren haben. Ich erhob hauptsächlich Einsprache gegen ein zu sicheres Auftreten von noch nicht bewiesenen Ansichten; einer Hypothese, falls sie nicht mehr prätendiren will als sie wirklich ist, werde ich ihre Existenzberechtigung a priori nicht bestreiten und werde dieselbe, falls sie nicht auf allzu schwachen Prämissen fusst, stets für discussionsfähig halten.

Ich wende mich jetzt zu den sachlichen Erwiderungen, welche von SEMPER und EISIG auf meine Einwände gegen die SEMPER'sche (resp. SEMPER-BALFOUR'sche) Hypothese gemacht worden sind.

Mein erster Einwand basirte auf dem dysmetameren Verhalten der Urodelenurniere und forderte eine Erklärung dieses Verhaltens. Ich hielt diesen Einwand nicht für besonders gewichtig. Eine Ableitung der dysmetameren Anordnung von der metameren erschien mir nicht undenkbar; aber jeder positive Anhalt dafür, jede Spur eines Beweises fehlte. Die Ausfüllung dieser Lücke aber war zu verlangen von einer Hypothese, welche namentlich auf die segmentale Anordnung der Urnitere vieler Vertebraten den Vergleich mit den Segmentalorganen der Anneliden fundirte; hatte ja doch SEMPER selbst dieses Moment zum Cardinalpunkt gemacht und mit grosser Bestimmtheit erklärt (Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 437), dass er an einer befriedigenden Aufklärung des abweichenden Verhaltens der Amphibienniere nicht zweifele, »weil sonst von einer Homologie zwischen der Niere der Amphibien und derjenigen der Plagiostomen und Amnioten gar nicht die Rede sein könne«. Jetzt, in seiner Erwiderung (pag. 323, 324), scheint ihm mein Einwand »die Frage gar nicht zu tangiren«. Indessen versucht er doch seine Widerlegung, indem er seine Beweisfähigkeit zu entkräften sucht. Das metamere seg-

[1] Einleitende Worte der Erwiderung pag. 322.

[2] Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 426.

mentale) Vorkommen sei aus verschiedenen angeführten Gründen das allgemeinere, das dysmetamere (nicht segmentale) der speciellere Fall. »Ein specieller, wenn auch noch so abweichender und einstweilen noch unerklärlicher Fall kann nie als Argument gegen einen allgemeineren Satz angeführt werden.« Eine fernere Annahme, die der Ableitung des metameren Verhaltens aus dem dysmetameren entbehre jeder reellen Grundlage und sei wohl auch nicht meine Meinung; hinsichtlich der drittmöglichen, der einer polyphyletischen Abstammung, bleibe für die metamere Bildungsweise seine Hypothese vollständig zu Recht bestehen, während die dysmetamere erst noch zu erklären wäre.

Auf diese Ausführungen Semper's habe ich Folgendes zu erwidern. Dass das metamere Verhalten der Urniere das allgemeinere, das dysmetamere[1]) das speciellere Vorkommen ausdrückt, ist selbstverständlich nicht zu bezweifeln und auch nie bezweifelt worden. Wenn aber Semper überhaupt dem speciellen Falle dem allgemeineren gegenüber jede Beweisfähigkeit abspricht, so dürfte diese Art der Argumentirung wohl von keiner Seite her Anklang erfahren. Unsere ganze morphologische Kenntniss setzt sich aus speciellen Fällen zusammen; eine Anzahl derselben summiren wir zu dem allgemeineren Falle, der natürlich je nach der Zahl, Bedeutung und Uebereinstimmung seiner einzelnen Componenten eine sehr relative Gültigkeit besitzt und einen ganz subjectiven Begriff darstellt. Mit der Erweiterung unserer Kenntniss, d. h. mit dem Bekanntwerden neuer Einzelfälle, kann der allgemeine Satz eine erhöhte Bedeutung gewinnen, wenn die neuen Fälle mit den bisher bekannten übereinstimmen; er kann aber auch verschiedengradige Alterationen erfahren, ja sogar ganz aufgehoben werden, je nachdem die neuen Specialbefunde von den bisherigen mehr oder minder abweichen. Solche abweichende Fälle (die sogenannten Ausnahmen von der Regel) zeigen uns, dass der bisherige allgemeine Satz nicht allgemein genug war, und sind für die Vertiefung und Erweiterung unserer morphologischen Erkenntniss von hervorragender Wichtigkeit. Wer ihre Bedeutung dem bisher angenommenen Begriffe zu Liebe wegdiscutiren will, erweist dieser Erkenntniss keinen Gefallen. Dies gilt auch für die Semper'sche Hypothese. Will diese auf Allgemeinheit Anspruch machen, so muss sie die allgemeiner vorkommenden metameren, wie die vereinzelteren dysmetameren Verhältnisse der Urniere in gleicher Weise berücksichtigen; vernachlässigt sie die letzteren, so gibt sie sich dem Vorwurfe preis, dass sie nur die ihr passenden Fälle als Beweismaterial benutzt hat und dass damit die Beweisführung eine ungenügende geworden ist. — Es erschien mir schon früher möglich, und darin begegnete wohl auch meine Ansicht der Semper's, dass das dysmetamere Verhalten der Urodelenurniere vielleicht von einem ursprünglicheren metameren ableitbar sei; ich vermisste aber dafür jede Begründung, sei sie nun aus der ontogenetischen, sei sie aus der vergleichend-anatomischen Untersuchung entnommen. Dieser Mangel besteht auch nach den neuesten Ausführungen Semper's nach wie vor. Denn der Behauptung, dass aus dem Verhalten der Selachierniere die der andern Anamnia zu erklären seien, ist die Thatsache entgegenzuhalten, dass die erstere eine der höchst differenzirten Formen unter den Anamnia darstellt, aus der sich die Urodelenurniere nicht ableiten lässt; und wenn Semper ferner betont, dass durch die in segmentaler Anordnung erfolgende Entstehung der Urniere »eben jene gesuchte

[1]) Anm. während d. Correctur: In neuester Zeit auch durch Kölliker beim Kaninchen nachgewiesen (vergl. Entwickelungsgeschichte 2. Aufl. p. 940).

hypothetische Brücke zu segmentirten Wirbellosen geschlagen wird«, so ist das einfach eine Begründung durch eine Hypothese, welche ja erst durch das Verhalten der Nierenbildungen erwiesen werden sollte.

So weit wir mit den Thatsachen rechnen dürfen, ist festzuhalten, dass die Urnierencanälchen in ihrer ersten ontogenetischen Bildung sich sehr verschieden anlegen können, bald in metamerer Folge, bald als regelmässige Multipla der Rumpfsegmente, bald in unregelmässiger dysmetamerer Anordnung. Diese Verschiedenheiten auf eine Wurzel zurückzuführen, ist noch nicht gelungen; so weit unsere jetzige Kenntniss reicht, sind wir nur bis zu der Annahme einer polyphyletischen Abstammung gedrungen. Wo aber liegt die ursprüngliche Wurzel? Vielleicht stellt ein metameres Verhalten dieselbe dar; zum Mindesten mit demselben Rechte aber lässt sich auch annehmen, dass die Urnierenbildungen in ihrem frühesten phylogenetischen Auftreten ein ganz unregelmässiges, von der Anordnung der Rumpfsegmente (Urwirbel) ursprünglich ganz unabhängiges Verhalten gehabt — wie sie ja auch ontogenetisch ganz unabhängig von den Urwirbeln im Bereiche der ungegliederten Hautplatten entstehen — und dass sich erst secundär aus diesem Indifferenzstadium theils metamere, theils polymetamere, theils dysmetamere Beziehungen entwickelt haben. Für den Fall der polyphyletischen Abstammung gibt Semper selbst zu, dass die nicht segmentale Entstehungsweise erst noch zu erklären wäre; geht man, wie ich dies eben entwickelt, von da aus weiter bis zur Möglichkeit eines Indifferenzstadiums, so gilt auch für die segmentale Anordnung dieselbe Forderung wie für die nicht segmentale.

Als zweiter Gegner gegen meinen ersten Einwand ist Eisig (a. a. O. pag. 94 f.) aufgetreten. Dieser Autor hat die interessante Beobachtung gemacht, dass bei einer Familie der Anneliden, bei den Capitelliden, die bleibenden Segmentalorgane in einer dysmetameren Anordnung vorkommen, die bis zu hohen Multipla in den mehr hinteren Segmenten gehen kann und speciell bei Capitella capitata eine merkwürdige Uebereinstimmung mit dem Verhalten von Salamandra maculata darbietet. Eisig ist, wie er Eingangs seiner Abhandlung betont, überhaupt Anhänger der Semper'schen Hypothese und verwerthet seinen Befund zu Gunsten derselben.

Nun ist selbstverständlich mit dieser Beobachtung eine Erklärung des dysmetameren Verhaltens der Urniere der Wirbelthiere resp. eine Ableitung derselben aus dem metameren oder aus einem Indifferenzstadium nicht gegeben[1]), indessen ist damit der Nachweis geliefert, dass ebenso wie die Urnierencanälchen der Vertebraten auch die Segmentalorgane der Anneliden bald metamer, bald dysmetamer auftreten können. Ich gebe gern zu, dass dadurch mein erster Einwand wesentlich an Bedeutung verloren hat, — ich finde aber nicht, dass danach die Hypothese der Homologie der Segmentalorgane und Urnierencanälchen irgendwie an Wahrscheinlichkeit gewonnen hätte. Jetzt, nach Eisig's Nachweisen, wissen wir, dass sowohl Segmentalorgane wie Urnierencanälchen in einer — bei Anneliden selbst innerhalb der Species — sehr verschiedenen Anordnung vorkommen können. Bei einem derartigen Wechsel

[1] Für Capitella ist dieselbe mit Berücksichtigung der sog. Larvensegmentalorgane wahrscheinlich gemacht; diese Beziehungen bei den Anneliden können aber natürlich nicht ohne Weiteres auf die Vertebraten übertragen werden.

hört aber zunächst jede Bedeutung des räumlichen Verhaltens zum Zweck der Begründung von Homologien auf und damit wird auch die Bedeutung jedes auf die metamere Lagerung gegründeten Identitätsbeweises hinfällig; — denn es wird doch wohl keinem Morphologen in den Sinn kommen, auf Grund der von Eisig beobachteten auffallenden Analogieen in dem Verhalten der Excretionsorgane von Capitella capitata und Salamandra maculata eine speciellere Homologie einerseits zwischen Capitella cap. und Salamandra mac., andererseits zwischen den meisten übrigen Anneliden und Vertebraten zu statuiren.

Eisig stellt unter Abschnitt IV seiner Abhandlung (pag. 110 f.) eine Anzahl von mehr oder minder grossen Uebereinstimmungspunkten zwischen den Segmentalorganen gewisser Anneliden und den Urnierencanälchen gewisser Vertebraten zusammen. Dieselben wurden von ihm gefunden 1) in den Beziehungen zu dem Peritoneum, wie sie einerseits zwischen Selachiern, Accipenser und Capitella cap., andererseits zwischen den meisten übrigen Vertebraten und Notomastus lineatus bestehen sollen, 2) in der Verbindung successiver Excretionsorgane bei Selachiern, Urodelen und Capitella, 3) in dem gleichen Modus der Verkümmerung vorderer Segmentalorgane bei Amphibien und Capitelliden, 4) in der rein metameren Anordnung der Segmentalorgane resp. Urnierencanälchen an den vorderen Segmenten und bei jugendlichen Individuen von Coecilia und Capitella, während dieselben an den hinteren Segmenten und bei älteren Individuen dieser Thiere als Multipla der Segmente sich finden, 5) in dem gleichen dysmetameren Verhalten bei Capitella und Salamandra und 6) in der Zunahme der Peritonealtrichter nach hinten zu, wie sie einerseits bei Capitella, andererseits bei Anuren besteht. — Ein kurzes Eingehen auf die Punkte 1) bis 4) u. 6)—5) wurde bereits oben berücksichtigt — sei erlaubt. Hinsichtlich des Punktes 1) handelt es sich, glaube ich, um ein Missverständniss meiner Angaben, denn Notomastus hat ja innere Peritonealöffnungen, die den zur Parallele herbeigezogenen Wirbelthieren abgehen; in dieser Hinsicht hätten gewisse Hirudineen mit mehr Recht erwähnt werden können. Punkt 2) vergleicht, wie mir scheint, nicht congruente Dinge: bei den Selachiern handelt es sich um die Verbindung von je zwei Urnierencanälchen verschiedener Segmente, bei Capitella um den Zusammenhang von je zwei Segmentalorganen innerhalb eines Segmentes; bei Salamandra verbinden sich secundäre und tertiäre Anlagen etc. mit den primären und bilden gemeinsam mit ihnen ein einheitliches in den Urnierengang einmündendes Urnierencanälchen, bei Capitella sind es gleichwerthige, mit Drüsentheil und ausführendem Schenkel versehene Segmentalorgane, die nur durch seitliche Anastomosen zusammenhängen. Dasselbe gilt für Punkt 4); Spengel hat nachgewiesen, dass bei Coecilia das metamere Verhalten der Urnierencanälchen in sämmtlichen Segmenten und bis in das höchste Alter gewahrt bleibt und dass die durch secundäre Differenzirung bedingte Entstehung secundärer Trichter und Malpighischer Körperchen die primäre metamere Anordnung nicht verdecken kann. In den unter 3 und 6) angeführten Uebereinstimmungspunkten erblicke ich allerdings auffallende Analogien, die für die Kenntniss der Wachsthumsanalogien bei ursprünglich verschiedenen Thieren von Interesse sind; für eine Homologie zwischen den Excretionsorganen der Anneliden und denen der Vertebraten erscheinen sie mir jedoch nicht beweiskräftig. Schon der Umstand, dass hinsichtlich derselben so nahe verwandte Gattungen wie Notomastus und Capitella einerseits so weit gehende Differenzen untereinander, andererseits so grosse Uebereinstimmungen bald mit dieser, bald mit jener Familie der ihnen weit ferner stehenden Wirbelthiere darbieten, spricht dafür. Urnierencanälchen

wie Segmentalorgane zeigen in gewissen Beziehungen eine ganz ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Anordnung, selbst innerhalb der engsten Verwandtschaftsbezirke. Danach gelingt es allerdings unschwer, aus dieser Mannigfaltigkeit eine Anzahl von Eigenschaften auszusuchen, in denen die Urnierencanälchen gewisser beliebiger Vertebraten mit den Segmentalorganen gewisser beliebiger Anneliden eine auffallende Aehnlichkeit darbieten. Dass aber damit den Verwandtschaftsbeziehungen der betreffenden Thiere wenig Rechnung getragen wird, liegt auf der Hand. Zum Mindesten mit demselben Rechte könnte ich eine Anzahl von Eigenthümlichkeiten anführen, welche nicht minder gerade für die Verschiedenheit der Segmentalorgane und Urnierencanälchen sprechen; ich erinnere nur an die differente Entstehung der Peritonealöffnungen, welche bei den Anneliden nach KOWALEVSKY als primäre hohle Ausstülpungen des Peritoneum, bei den Vertebraten durch (sehr frühzeitig, Selachier, oder später, Urodelen, erfolgenden) secundären Durchbruch der Urnierenanlagen in die Peritonealhöhle entstehen, an die grosse Verschiedenheit im Baue der Malpighischen Körperchen und der ihnen von EISIG damit verglichenen Abschnitte der Segmentalorgane, an den Reichthum der in die Segmentalorgane einmündenden Drüsen, welche den Urnierencanälchen complet fehlen, an den labyrinthischen Bau gewisser Segmentalorgane, von denen bei den Urnierencanälchen nichts zu bemerken ist, an die bei Capitella öfters beobachtete Duplicität der ausführenden Schenkel der Segmentalorgane, die bei Vertebraten bisher nie zur Beobachtung gekommen etc. etc. Es liegt mir indessen fern, diesen Differenzen irgend welches Gewicht beizumessen, da sie mir momentan ebensowenig wie die von EISIG hervorgehobenen Uebereinstimmungspunkte etwas für oder wider die Homologie der Urnierencanälchen und Segmentalorgane beweisen, sofern nicht fundamentalere Differenzen, wie das Verhalten der Urnierencanälchen zum Urnierengange und der Segmentalorgane zum Integumente jedes einzelnen Segmentes, beseitigt sind.

Sonach kann ich in diesen Beobachtungen EISIG's, so dankenswerth sie auch für die Bereicherung unserer Kenntniss der Excretionsorgane der Anneliden sind, ebensowenig wie in den Ausführungen SEMPER's hinsichtlich meines ersten Einwandes eine wirkliche Stütze für die Hypothese von der Homologie der Segmentalorgane und Urnierencanälchen erblicken.

Gewichtiger als mein erster Einwand erschienen mir die auf die Verschiedenheit der Ausmündung der Segmentalorgane und der Urnierencanälchen sich stützenden Einwände 2 und 3. Ich wende mich zunächst, SEMPER folgend, zur Besprechung der von diesem Autor vorgebrachten Gründe gegen meinen dritten Einwand. Dieser Einwand ging von der Wahrnehmung aus, dass SEMPER's Hypothese nicht ganze Organe, die Segmentalorgane und die Urniere, vergleicht, sondern dass sie die (auch nach ihrem Sinne unvergleichbaren) ausführenden Abschnitte derselben von dem Vergleiche ausschliesst und nur für die restirenden drüsigen Abschnitte, die aber im ausgebildeten Zustande gar nicht für sich existiren, eine Identität zu begründen sucht. Diese Art der Homologisirung, die sowohl den Begriff der Segmentalorgane wie den der Urniere zerstört und sich mit dem Vergleiche von frühen ontogenetischen Stadien von Theilen dieser Organe (deren phylogenetische Existenzfähigkeit nicht einmal discutirt wird) begnügt, erschien mir unzureichend. Die zum Mindesten an eine solche Vergleichung zu stellende Forderung war, den Nachweis zu liefern, dass die drüsigen Abschnitte sowohl der Segmentalorgane als der Urniere bei erwachsenen Anneliden und Vertebraten für sich, d. h. ohne Verbindung mit

ausführenden Abschnitten, als ausgebildete functionirende Organe vorkommen können.

In seiner Erwiderung gibt SEMPER zu, dass dieser geforderte Nachweis nicht geliefert werden könne, aber er kann mir die Berechtigung zu meiner Forderung, wenigstens nicht unbedingt, zugestehen. Seine weiteren Ausführungen machen es mir leider zugleich wahrscheinlich, dass hierin zwischen uns ein unversöhnlicher Gegensatz besteht. Dies gilt namentlich auch hinsichtlich meiner Discussion des von ihm zur Parallele herbeigezogenen Beispieles des Hodens, das nach wie vor als beweiskräftig festgehalten wird. Ich mag jetzt nicht wiederholen, was ich hierüber früher (dieses Jahrbuch IV pag. 102—104) deutlich genug ausgedrückt zu haben glaube. Nur kurz und im Allgemeinen möchte ich auf die Folgen hinweisen, die sich ergeben würden, wenn diese, hier bezüglich der Segmentalorgane angewandte, Methode der partiellen Homologisirung von Organtheilen als wissenschaftliche Untersuchungsmethode zur Anerkennung gelangen sollte. Dann würde schliesslich auch nichts einzuwenden sein, wenn z. B. Jemand die entodermalen Antheile der Kiemen mit der Lunge oder mit irgend einem Blindsacke des Darms vergleichen oder eine Homologie zwischen einem Gehirnventrikel oder der Linse des Auges und der Mundhöhle statuiren wollte; ganz zu verschweigen die Consequenzen, die sich ergeben würden, wenn man eine solche Art der Vergleichung auf die Elementartheile der Organe in Anwendung brächte! —

Dass Urnierencanälchen wie drüsige Abschnitte der Segmentalorgane ontogenetisch sich für sich anlegen und erst secundär mit den ausführenden Theilen in Verbindung treten, gab SEMPER den Anschein der Berechtigung zur partiellen Vergleichung. Indessen nur den Anschein; denn die gesonderte ontogenetische Entwickelung von Organtheilen beweist noch nicht die gesonderte phylogenetische Existenz derselben. Es ist genugsam bekannt, dass gewisse Organe resp. Organcomplexe, bei denen wir aus vergleichend-anatomischen Gründen auf eine einheitliche phylogenetische Entwickelung schliessen müssen, sich ontogenetisch zuerst mit gesonderten Componenten anlegen können (resp. anzulegen scheinen) und dass erst danach eine Verbindung derselben zu einem einheitlichen Complexe eintritt. Mit der Erweiterung unserer Kenntniss mehren sich die Beispiele, wo die vergleichend-anatomische Forschung und die embryologische Untersuchung hinsichtlich desselben Organsystems recht abweichende Resultate fördert. Jeder, der sich mit embryologischen Fragen beschäftigt hat, weiss, dass die ontogenetische Untersuchung sich als ein recht gefährliches Werkzeug erweisen kann und dass es höchst bedenklich ist, auf Grund derselben ohne Weiteres Schlüsse in der Richtung der phylogenetischen Erkenntniss zu machen, — denn die ontogenetischen Befunde liefern nur in den allerseltensten Fällen eine reine Wiedergabe der phylogenetischen Entwickelung. Das, was als besondere Eigenthümlichkeit des ontogenetischen Entwickelungsmodus auftritt und was HAECKEL unter der trefflich gewählten Kategorie der Cenogenie zusammenfasste, hindert uns zunächst, eine reine Anschauung dessen zu gewinnen, was man als Wiederholungen der phylogenetischen Entwickelung, als palingenetische Verhältnisse, aufzufassen habe. Diese beiden Beziehungen aber im gegebenen Falle zu scheiden, zu erkennen, was als cenogenetisch, was als palingenetisch zu beurtheilen sei, ist eine Aufgabe von unerlässlicher Bedeutung, zugleich aber auch oft von grosser Schwierigkeit. Man wird jedoch im Wesentlichen wohl nicht fehl gehen, wenn man bei ontogenetischen Befunden an die Möglichkeit der palingenetischen Auffassung glaubt, sobald sich

der Befund phylogenetisch denken lässt, und wenn man ferner das für den am wenigsten cenogenetisch gefälschten Ausdruck der ontogenetischen Recapitulation der Phylogenie hält, was durch die vergleichende Anatomie, selbstverständlich unter methodischer Handhabung, auch als bestehend und ausgebildet erwiesen wird. Auf die vorliegende Frage angewendet, erschienen mir beide Kriterien nicht günstig für eine palingenetische Auffassung der separaten ontogenetischen Entstehung der drüsigen Elemente der Segmentalorgane und der Urnierencanälchen; denn diese ontogenetischen Vorgänge waren mir weder phylogenetisch verständlich noch sah ich sie durch irgend welches vergleichend-anatomische Factum gestützt. Die ontogenetische Thatsache aber, dass beide drüsigen Anlagen nicht nach beliebigen Regionen hinwachsen, sondern dass die Segmentalorgane, soweit bekannt, stets nach der zu demselben oder zu dem nächstfolgenden Metamere gehörigen Hautstrecke streben, die Urnierencanälchen, soweit sie überhaupt zur completen Ausbildung kommen, dagegen sich immer mit dem Urnierengange verbinden, ohne ein einziges Mal durch die Rumpfmuskulatur oder gar bis zur Haut des bezüglichen Metamers zu aberriren, — diese Thatsache sprach mir weit eher für die Annahme eines primitiven Zusammenhanges von drüsigem und ausführendem Theile, als für die Hypothese einer primären Trennung und secundären Verbindung beider Theile. Darum mein Einwand und meine Forderung. — Wenn nun Semper jetzt auf die Differenzirung der verschiedenen Organe aus morphologisch ganz einfach erscheinenden, aber physiologisch vielleicht schon recht complicirten Collectivorganen hinweist, so habe ich gegen dieses allgemeine Raisonnement nichts einzuwenden. Wie ich mir aber die bezüglichen Collectivorgane, aus denen einerseits die Segmentalorgane, andererseits die Urniere sich herausdifferenzirt haben sollen, im Speciellen denken muss, diese Aufklärung ist mir Semper schuldig geblieben. Wo existiren solche Collectivorgane? Aus welchen einfachsten Theilen der Ursegmente mögen sie ableitbar sein? Wie endlich ist die von Semper gar nicht erwähnte Differenz, wonach die Segmentalorgane aus gegliederten Theilen (Ursegmenten) des Embryo entstehen, die Urniere dagegen aus ungegliederten (Mittelplatte und Hautplatte) hervorgeht, zu lösen? Semper sagt hierauf: »Aus der momentan bestehenden Unmöglichkeit, solche Anfänge jetzt schon nachzuweisen, folgt aber noch durchaus nicht, dass die weiter vorwärts liegende Hypothese unrichtig sei.« Gewiss nicht, stimme auch ich bei; aber Semper's Erklärung involvirt zugleich das Geständniss, dass für diesen Punkt noch jeder Versuch eines thatsächlichen Beweises fehlt. — Unter solchen Umständen empfiehlt es sich wohl, die Discussion dieses Punktes zunächst zu suspendiren, bis für die obige Hypothese auf Grund thatsächlicher Untersuchung wenigstens eine Spur von Wahrscheinlichkeit nachgewiesen worden ist.

Inzwischen ist von anderer Seite der Versuch gemacht worden, meine Forderung des Nachweises von für sich bestehenden drüsigen Abschnitten der Segmentalorgane zu erfüllen und damit meinen dritten Einwand theilweise zu entkräften. Eisig (a. a. O. pag. 146, 147 u. 150) hat an den Segmentalorganen von Capitella capitata beobachtet, dass dieselben nicht nach aussen münden, sondern zwischen Ringmuskulatur und Haut zugespitzt enden und ihr Excret in die Haut resp. zwischen Haut und Cuticula entleeren.

Dieses geschilderte Verhalten ist von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Prüfen wir indessen zunächst den thatsächlichen Befund. Thatsache ist nach Eisig's Untersuchungen, dass wohl entwickelte äussere Mündungen den Segmentalorganen von Capitella cap. fehlen; wie es aber um deren Beziehungen zur

Epidermis (Hypodermis) steht, ist, wie mir scheint, noch nicht genügend aufgeklärt. Eisig schreibt mir selbst auf meine Anfrage, dass es ihm bei der ausserordentlichen Kleinheit und Zartheit der betreffenden Bildungen noch nicht gelungen sei, ihnen anders als im frischen Zustande beizukommen. Er theilt mir ferner mit, dass die zugespitzten peripheren Enden der Segmentalorgane durchaus scharfe Grenzen behalten und in keiner Weise mit den Hypodermiszellen in Verband treten, giebt aber gleichzeitig an, dass sie direct an die Hypodermis stossen und dass ein dem Bindegewebe vergleichbares Zellenmaterial oder eine Basalmembran an dieser Stelle nicht zu beobachten sei. Aus dieser letzten Angabe kann ich nur schliessen, dass die Epithelzellen der Segmentalorgane ohne irgend welche Grenzen den Epithelzellen der Hypodermis anliegen, dass also doch ein Zusammenhang zwischen Segmentalorgan und Epidermis (Hypodermis) existirt, und es bleibt die Frage, auf welches histologische Verhalten sich Eisig mit seiner Angabe der vollkommenen Trennung beider stützt. Die bezügliche Lösung, mittelst feiner Schnitte, ist sonach noch abzuwarten. Wenn aber ein Zusammenhang von Haut und Segmentalorgan existirt, dann ist es wohl im Wesentlichen wenig verschieden, ob die Zellen der Haut sich zur Bildung einer deutlichen Mündung resp. eines ausführenden Abschnittes der Segmentalorgane gruppirt haben, oder ob sich das Excret der letzteren ohne deutliche Mündung zwischen den Epithelien der Epidermis nach aussen ergiesst. Nehmen wir aber selbst an, die weitere Untersuchung ergäbe wirklich eine complete Trennung der Segmentalorgane der ausgewachsenen Capitella cap. von der Haut. Dann würde sofort die Frage sich anschliessen: Ist in dem vorliegenden Falle ein typisches Verhalten ausgedrückt, oder handelt es sich um secundäre, zu abortiven oder rudimentären Bildungen hinneigende Verhältnisse? Bei Wirbelthieren, speciell bei Selachiern und Amphibien, sind bekanntlich verschiedenartig ausgebildete Urnierencanälchen, welche nicht mit dem Urnierengange in Verbindung stehen, gefunden worden, aber noch kein Untersucher hat in ihnen etwas Anderes als abortive oder rudimentäre Bildungen erblickt. Die Teratologie, insbesondere soweit es sich um die Defectbildungen handelt, zeigt eine grosse Reihe von Verhältnissen, die niederste Entwickelungsstufen nachahmen, aber keinesfalls diesen vergleichbar sind. Doch ich sehe von diesen ganz allgemeinen analogen Verhältnissen ab. Von den Segmentalorganen der Anneliden weiss man seit geraumer Zeit, dass sie bei den Einen über die meisten Segmente des Körpers verbreitet, bei den Andern auf nur wenige, wenn nicht gar ein Segment beschränkt sein können, und hat das erstere Verhalten wohl mit Recht als das primitivere aufgefasst. Notomastus lineatus, einer der nächsten Verwandten von Capitella cap. ist gekennzeichnet durch eine Ausdehnung von Segmentalorganen über fast sämmtliche Abdominalsegmente, Capitella cap. besitzt dieselben nur in einer beschränkten Anzahl von Segmenten des vorderen Abdominalabschnittes; Notomastus lin. hat Segmentalorgane mit ganz besonders deutlichen äusseren Mündungen, bei Capitella cap. fehlen die letzteren. Eine solche Differenz bei so nahen Verwandten ist auffallend und berechtigt, denke ich, schon an sich zu der obigen Frage. Ist es ferner bedeutungslos, dass die Segmentalorgane der Capitella cap. sämmtlich die Muskulatur durchbrechen, um mit ihren Spitzen bis zur Haut zu gelangen, was bekanntlich niemals ein Urnierencanälchen thut?

Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung, die vielleicht auf diese Verhältnisse manches Licht werfen könnte, steht zu erwarten; bezüglich der sogenannten Larvensegmentalorgane glaubt Eisig, dass sie wie die definitiven

Organe das Excret in die Haut überführen; definitive Angaben hierüber, speciell hinsichtlich der Histogenese derselben, fehlen indessen noch. So lange aber die Beziehungen der Segmentalorgane von Capitella capitata zur Haut nicht endgültig aufgeklärt, so lange die eventuelle Annahme eines abortiven oder rudimentären Verhaltens derselben nicht ausgeschlossen und so lange die abweichenden Lagerungsbeziehungen dieser Segmentalorgane und der Urnierencanälchen zur Rumpfmuskulatur nicht auf einen einheitlichen Ursprung zurückgeführt und von da aus erklärt sind, — so lange halte ich mich für berechtigt, meinen dritten Einwand aufrecht zu erhalten.

Es bleibt noch die Besprechung von SEMPER's Ausführungen hinsichtlich meines zweiten Einwandes übrig; — EISIG ist zunächst gegen denselben nicht mit Gründen aufgetreten. Ich hatte — im Wesentlichen zugleich im Anschlusse an GEGENBAUR — von den Excretionsorganen der Wirbelthiere nur für dasjenige Homologe bei den Wirbellosen finden können, welches vor resp. unabhängig von der Metamerenbildung als ein einfaches, ungegliedertes und in der Längsrichtung des Rumpfes erstrecktes Excretionssystem zur Ausbildung gelangt und welches ich, einen von W. MÜLLER eingeführten Begriff benutzend, als Vornierensystem bezeichnet hatte (dieses Jahrbuch IV, pag. 83—97); hinsichtlich des erst nach der Metameren-Urwirbel-Bildung entstehenden Systems der Urnierencanälchen dagegen fand ich kein einziges Moment, das eine Homologie mit dem, allerdings ebenfalls meist metamer angeordneten, Systeme der Segmentalorgane der Anneliden erwiesen hätte. In der metameren Anordnung der Urnierencanälchen und Segmentalorgane sah ich unverkennbare Analogien, aber keine Homologien; nicht einmal hinsichtlich der Metamerenbildung bei Anneliden und Vertebraten erschien mir der sichere Beweis der morphologischen Identität erbracht und die Annahme einer blossen Analogie ausgeschlossen[1]). Musste ich sonach die Hypothese SEMPER's für gänzlich unbewiesen halten, so kam sie mir auch angesichts der tiefgreifenden Abweichungen in der Lage und Anordnung der bezüglichen Organe als ganz unwahrscheinlich vor. Die aus den ungegliederten Hautplatten und ausserhalb des Bereiches der gegliederten Urwirbel entstehenden Urnierencanälchen bleiben innerhalb der Rumpfmuskulatur und bilden gemeinsam mit dem ungegliederten auf die ungegliederten Vorfahren der Vertebraten zurückführbaren Vornierensysteme Urnierengange ein einheitliches Excretionssystem, das innerhalb der Muskulatur in der Längsrichtung nach hinten verläuft und erst an der Cloake nach aussen mündet; — die von den schon zuvor gegliederten Ursegmenten abstammenden Segmentalorgane dagegen durchbrechen in transversalem oder schrägem Verlaufe den Muskelschlauch und treten, ohne irgendwelche Beziehungen zu einem (bei den Anneliden gar nicht nachgewiesenen Homologon des Vornierensystems einzugehen, von einander getrennt an die Haut, wo sie sich in der Regel in einer Reihe hinter einander gelegener Mündungen nach

[1] Ich begnüge mich mit dieser Bemerkung, insbesondere mit dem Hinweise auf die Differenzen hinsichtlich des Verhaltens der Ursegmente bei den Anneliden und der Urwirbel- und Seitenplattenbildungen bei den Wirbelthieren, ganz abgesehen von sonstigen namentlich auf die Lagerung gegründeten Einwänden. Eine eingehendere Discussion dieser Verhältnisse würde viel zu weit führen und von der speciellen Aufgabe ablenken.

aussen öffnen. Hierbei sehe ich ganz ab von den, meines Wissens auch durch die neuesten Arbeiten nicht hinreichend erklärten, Verhältnissen der neben den Segmentalorganen vorkommenden Samengänge. Auf Grund dieser fundamentalen Differenzen war nach meiner Ansicht überhaupt erst dann an eine Homologie der Urnierencanälchen und Segmentalorgane zu denken, wenn die principielle Differenz zwischen den ausführenden Abschnitten der Segmentalorgane und zwischen dem Urnierengange in genügender Weise aufgelöst worden, — ganz zu schweigen von den weiteren aus den obigen Differenzen sich ergebenden Forderungen und Consequenzen.

Semper's Erwiderung zeigt mir, dass er an die Möglichkeit der Identificirung der ausführenden Abschnitte beider Organe selbst nicht glaubt und dass er hinsichtlich der Vergleichbarkeit des Vornierensystems (Urnierenganges) der Wirbelthiere mit den ungegliederten (einfachen) Excretionsorganen der Würmer im Wesentlichen einer Ansicht mit mir ist. Gleichzeitig aber betont er, dass die von mir behauptete principielle Differenz in anderer Weise beseitigt werden könne, wenn man nämlich zeigte, dass derselbe Gegensatz auch schon bei den Anneliden existire. Es handelt sich also für ihn, falls ich recht verstehe, um den Nachweis eines einfachen dem Vornierensysteme vergleichbaren Excretionsorgans (einfaches Excretionsorgan der Trochosphärenlarve) bei den Anneliden, das zu den Segmentalorganen in demselben Gegensatze stände, wie das Vornierensystem der Wirbelthiere zu den Urnierencanälchen. Zu diesem Zwecke wird (pag. 325 und 326) hingewiesen 1) auf bei Anneliden am Vorderende befindliche »Drüsen, über deren Entstehung man nichts weiss, und die vielleicht — ich betone dies Wort — auf solche weit nach vorn gerückte einfache Excretionsorgane der Trochosphärenlarve zurückzuführen sein werden« und 2) auf die paarigen Schleifencanäle von Nephelis.

Auch für mich ist die phylogenetische Existenz eines ursprünglichen ungegliederten Excretionsorgans bei den Anneliden theoretisches Postulat, will ich nicht die Abstammung derselben von ungegliederten Würmern bezweifeln. Bisher aber ist dieses Organ nicht gefunden worden, sei es, dass man es übersah, oder nicht recht erkannte, sei es, dass es im Verlaufe der ontogenetischen Recapitulation verloren gegangen. Semper sucht diese Lücke auszufüllen; indessen kann ich der Beweisfähigkeit seiner beiden Beispiele nicht zustimmen. Ueber die Drüsen am Vorderende der Anneliden möchte ich erst in Discussion treten, wenn sie besser bekannt sind; über die Schleifencanäle des Nephelis-Embryo lässt sich eher sprechen, obschon auch unsere Kenntniss derselben sich noch nicht als abgeschlossen erweist. Wir wissen, dass in einer frühen Zeit des Embryonallebens bei Nephelis ein Paar feinverzweigter und netzförmig verästelter Canäle unter der Haut (resp. dem Hautmuskelschlauch) existiren; aber weder über ihre Beziehungen zur Aussenwelt noch über ihre weiteren Schicksale besitzen wir übereinstimmende und gesicherte Angaben[1]). Eine nähere Beziehung zu

[1]) Robin (Développement embryogenique des Hirudinees pag. 201) und Bütschli (Entwickelungsgeschichtliche Beiträge pag. 251 Anm. 2) läugnen jede Ausmündung, Semper (Verwandtschaftsbeziehungen pag. 387) scheinen die Canäle mit den grossen Zellen am Hinterende des Leibes in Zusammenhang zu stehen, was Bütschli (a. a. O.) in Abrede stellt. — Robin lässt diese Canäle als ein Paar existiren, ohne über ihre weitere Differenzirung zu berichten. Bütschli (pag. 254 Taf. XVIII, Fig. 13) lässt auf sie ein zweites Paar folgen.

den drei grossen aboralen Zellen kann ich jedoch mit BÜTSCHLI auf Grund zahlreicher Untersuchungen ausschliessen, ebenso eine Ausmündung an dem Hinterende des Leibes[1]. Damit aber ist eine directe Homologie mit dem, von einem am Rumpfende ausmündenden Excretionsorgane ableitbaren, Vornierensysteme ausgeschlossen und schon für die allerersten einfachen Anlagen der Excretionsorgane der Anneliden und Vertebraten eine abweichende Differenzirungsrichtung gegeben. Eine weitere, noch bedeutsamere Differenz erblicke ich in der von BÜTSCHLI beobachteten Entstehung eines zweiten, hinter dem ersten befindlichen Schleifencanalpaares. Damit wird eine seriale Verdoppelung der primitiven Excretionsorgane von Nephelis constatirt und zugleich ein Uebergang zu den von R. LEUCKART Parasiten I, p. 697 f., bei Hirudo nachgewiesenen drei Paar Schleifencanälen statuirt. Daraus folgt aber, dass diese primitiven Schleifencanäle der darauf untersuchten Hirudineen-Embryonen wohl auf das einfache Excretionssystem der Plattwürmer zurückgeführt und somit auch zu dem Vornierensysteme der Vertebraten in eine ganz indirecte Homologie gebracht werden können, dass jedoch schon in der frühesten Entwickelung dieses primitiven Systems bei beiden Typen ein fundamentaler Unterschied existirt, insofern als es bei den Hirudineen sich zu einer Anzahl auf einander folgender Paare vermehren kann, während es bei den Vertebraten sich zwar beträchtlich verlängert, aber immer einfach paarig bleibt. Ob diese primitiven Schleifencanäle der Hirudineen den später entstehenden bleibenden Segmentalorganen derselben zu homologisiren sind, ob die Segmentalorgane der Annulaten ähnliche Vorläufer besitzen oder ob die am frühesten gebildeten derselben, speciell die von EISIG beschriebenen ebenfalls vergänglichen, aber anders liegenden »Larvensegmentalorgane«, ihnen verglichen werden können, das Alles ist erst noch zu entscheiden. Sind die bleibenden Segmentalorgane der Annulaten den primitiven Schleifencanälen der Hirudineen vergleichbar, so müsste man die Segmentalorgane dem Vornierensysteme der Vertebraten gegenüber stellen; sind sie damit unvergleichbar, handelt es sich also um eine spätere zu dem primitiven Excretionssysteme in keiner Beziehung stehende und an den Vorgang der Segmentirung gebundene Neubildung innerhalb der Abtheilungen der Annulaten und Gephyreen, so liegt — nach den bereits genugsam besprochenen fundamentalen Differenzen — nicht der geringste Grund vor, an eine Homologie mit den Urnierencanälchen der Wirbelthiere zu denken. Bei den Wirbelthieren zeigt schon das primitive Excretionssystem (Vornierensystem) einen von dem der Annulaten resp. Hirudineen (den primitiven Schleifencanälen) gesonderten Entwickelungsgang, — warum soll dann zwischen dem erst später und vielleicht nicht einmal bei allen Kranioten zur Ausbildung kommenden Urnierensysteme der Vertebraten und den bleibenden Segmentalorganen (incl. den Larvensegmentalorganen der Capitelliden) der Annulaten, trotz der principiellen Verschiedenheit des morphologischen Verhaltens, eine Verwandtschaft

[1] Wenn eine Mündung existirt, was ich auf Grund einer Beobachtung für sehr wahrscheinlich halte, wofür ich indessen bei der Schwierigkeit der Untersuchung nicht mit vollkommener Bestimmtheit eintreten möchte, so findet sie sich an der Seite des Körpers. Damit wäre eine Uebereinstimmung mit jenen Formen der einfachen Schleifencanäle bei Turbellarien und Trematoden wahrscheinlich gemacht, welche durch seitliche Ausmündungen gekennzeichnet sind.

bestehen? Man mag aber über diese Consequenzen denken wie man wolle, nach unserer jetzigen Kenntniss ist daran festzuhalten, dass die von SEMPER betonte Gleichheit des Gegensatzes zwischen primitivem und späterem Excretionssysteme bei den Gliederwürmern und Wirbelthieren nicht besteht.

Damit beschliesse ich meine Discussion. Ich glaube in ihr gezeigt zu haben, dass durch SEMPER's Erwiderung und EISIG's Beobachtungen die Hypothese von der Homologie der Segmentalorgane der Anneliden und der Urnierencanälchen der Vertebraten nicht an Wahrscheinlichkeit gewonnen hat. Die Kenntniss der Thatsachen, welche für die Beurtheilung dieser Hypothese in Frage kommen, ist z. Z. noch eine sehr beschränkte; manches auch, was jetzt als festgestellt erscheint, mag vielleicht im Laufe der Zeit als auf ungenauer oder falscher Beobachtung beruhend erwiesen werden; — soweit aber jetzt thatsächliche Anhaltepunkte vorliegen, gibt es nicht einen einzigen Grund, der mit Nothwendigkeit für diese Homologie spräche, wohl aber solche, die sich direct dagegen erheben lassen und nicht widerlegt sind. SEMPER freut sich, dass man seine Hypothese »nicht schon jetzt zur alternden Matrone macht«; — vor diesem Epitheton dürfte sie wohl in jeder Beziehung und von jeder Seite her sicher sein, aber sie mag sich waffnen, dass man gegen sie nicht den Vorwurf einer allzugrossen Jugendlichkeit erhebe. Sie steht am Anfange vom Anfange, und es kann noch geraume Zeit vergehen, ehe sie das Prädicat einer wahrscheinlichen Hypothese oder gar einer Theorie davonträgt.

Wenn es somit mit dieser »hypothetischen Grundlage« der »Wirbelwurmtheorie« nicht gerade günstig steht, so lässt sich der letzteren z. Z. auch kein glückliches Prognostikon stellen. — Unsere Zeit drängt nach Homologien. In diesem Drange kann es wohl vorkommen, dass man Homologien da sucht und auch zu finden vermeint, wo sie meiner Ansicht nach nicht gesucht und gefunden werden können. Man findet Analogien und hält sie für Homologien, und es will mir scheinen, als ob nicht selten auch der Versuch gemacht worden wäre, aus den Analogien in der ontogenetischen Entwickelung analoger Organe Homologien dieser zu begründen.

Muss ich somit meine ursprüngliche Stellung gegen diese Hypothese festhalten, so verkenne ich keineswegs, dass durch die dadurch veranlassten Untersuchungen SEMPER's und seiner Anhänger sowie Gegner nicht allein eine reiche Fülle von Thatsachen gefördert, sondern auch die Frage nach der Abstammung der gegliederten Thiere in weiteren Kreisen angeregt und mit eingehenderer Berücksichtigung der ontogenetischen Verhältnisse bearbeitet worden ist In dieser Hinsicht hat sich der Autor der Hypothese ein Verdienst erworben, das Jeder billig anerkennen wird.

**Kessler, L.** Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere, mit 9 Holzschn. u. 6 Tafeln. 4. Leipzig (F. C. W. Vogel) 1877.

Diese wichtige Schrift berührt fast alle die Entwicklung des Auges betreffenden Punkte, und vervollständigt in vielen unsere Kenntnisse. Die Anlage der primären Augenblase wird ohne Betheiligung der sogenannten Sinnesplatte, ausschliesslich vom Gehirn ausgehend dargestellt. Die daraus hervorgehende Verschiedenheit von den übrigen höheren Sinnesorganen spricht für die besondere Stellung des Auges in der Reihe der Sinnesorgane. In der Darstellung der Entstehung der secundären Augenblase begegnen wir einer scharfsinnigen und ausführlichen Kritik früherer Meinungen (His, Götte). Für Bildung der secundären Augenblase wird ein Causalmoment aufgestellt. Die Entstehung des Glaskörpers wird von einer Transsudation abgeleitet, welche zuerst von einer gegen die Augenblasenspalte vorwachsenden Gefässschlinge ausgehen soll. Ausser hin und wieder vorkommenden, aus jenem Gefässe stammenden Blutzellen sind keine Zellen im Glaskörper wahrnehmbar. So beim Hühnchen, aber auch bei Reptilien (Eidechse, Viper). Aehnlich auch bei Esox, wo schon Kupffer den Mangel zelliger Elemente angab. Es besteht also kein Einwachsen des mittleren Keimblattes (der Kopfplatten) in die secundäre Augenblase. Auch bei Säugern sind im Glaskörperraum keine Zellen wahrnehmbar, dagegen findet ein Einwachsen von Blutgefässen an der inneren Wand der secundären Augenblase statt. Diese biegen aber am Vorderrand der letzteren nach aussen um. Sie sind nicht von Bindegewebe begleitet. Auch die von den Art. hyaloidea ausgehenden Verzweigungen an die hintere Wand der Linsenkapsel verlaufen isolirt. Es besteht also weder eine Membrana capsularis noch capsulo-pupillaris. Dagegen ist eine M. pupillaris als Fortsetzung des das Irisstroma nach vorn deckenden Epithels, dessen Elemente in ausnehmend dünne Plättchen auswachsen, nachweisbar.

Das Blutgefäss, welches bei Säugern in die Augenblasenspalte vorwächst und nach dem Verschluss der Spalte die Art. centralis retinae und den übrigen inneren Gefässapparat hervorgehen lässt, gibt beim Hühnchen dem Gefässapparate des Pecten seine Entstehung. Es bildet die Arterie, welche, längs des proximalen Theiles der Augenspalte, an der Basis des Pecten sich erstreckt, und von der aus das Gefässnetz des Pecten emporwächst. Mit jenem Gefäss in die Augenblasenspalte eingewucherte Zellen der Kopfplatten stellen die erste Anlage des Pecten vor. Bei Lacerta erhebt sich dasselbe Gefäss, über den sich berührenden Rändern der Augenblase in den Glaskörperraum, und nimmt distal seinen Austritt durch eine deshalb nicht völlig geschlossene Stelle der Spalte. Auf ihm entwickelt sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven her der Pecten, und nur soweit dieses stattfindet, bleibt das Gefäss erhalten, während es distal sich rückbildet. Es ist ersichtlich, dass hier eine Reihe homologer Bildungen vorliegt. Ein weiteres Vorwachsen des Gefässes würde es zur proximalen Wand

der Linsenkapsel führen. Wenn es sich hier an letzterer ramificirt, so wird es bei grösserer Ausbildung des Glaskörperraums die Achse des letzteren durchsetzen. So erscheint es als A. hyaloidea bei den Säugern. Der fötale Gefässapparart des Glaskörpers etc. der Säuger ist dadurch mit dem ausgebildeten Befunde bei Reptilien und Vögeln in Zusammenhang gesetzt. Die Linsenkapsel wird als Ausscheideproduct der Linsenelemente dargethan. Die Membrana limitans interna als solches der Retina. Auch bei der Corneabildung spielen Ausscheidungen eine wichtige Rolle. Die primitive Cornea wird durch das Hornblatt und eine von der tieferen Zellschicht desselben differenzirte homogene Schicht dargestellt. Letztere wächst durch neue Lagen, die vom Hornblatte abgesetzt werden. In diese homogene Schicht treten von der Peripherie her Zellen aus den Kopfplatten. Sie stellen die Formelemente der Cornea dar. Ablagerung neuer Schichten und fortgesetzte Einwanderung jener Zellen lassen die Cornea an Dicke zunehmen. Eine äussere und eine innere Schicht bleibt homogen, sie bilden die Grenzschichten. Die Descemet'sche Haut hat also ihre Entstehung vom Hornblatte, nicht von dem sie überkleidenden Epithel, zumal dieses erst später auftritt.

Auch für die Umbildung der sec. Augenblase in ihre späteren Zustände finden wir sorgfältige Nachweise, besonders hinsichtlich der Beziehung zum Ciliarkörper und zur Iris. Bei der Darstellung des Glaskörpers als eines Transsudates, im Gegensatz zu der bisherigen ihn als ein Gewebe behandelnden Auffassung, erscheint auch die Entwicklung von Blutgefässen in den Glaskörperraum als ein höchst eigenthümlicher Vorgang. In dieser Beziehung wäre wichtig, das Verhalten der ungeschwänzten Amphibien genauer zu kennen da bei diesen die Hyaloidea nicht blos transsitorisch ein Gefässnetz führt. C. G.

---

## Corrigenda:

pag. 476, Z. 19 v. o. l.: Dass die Helioporiden echte Alcyonarien sind, statt: Dass die Helioporiden nicht Alcyonarien sind.

pag. 579 sind auf dem Holzschnitte zwei Vorragungen dargestellt, welche als ganz untergeordnete Gebilde viel zu bedeutend hervortreten.

Tafel XXVIII ist mit XXIX und Tafel XXIX mit XXVIII zu bezeichnen.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

HERRN

# CARL THEODOR ERNST VON SIEBOLD

ZUR

## FÜNFZIGJÄHRIGEN JUBELFEIER

DEN 22. APRIL 1878

HOCHACHTUNGSVOLLST

ZUGEEIGNET.

# Ueber das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus *Risso.*

Von

**C. Gegenbaur.**

Mit Tafel I u. II und einem Holzschnitt.

Der Werth der Kenntniss niederer Zustände der Organisation erweist sich uns nicht blos beim Aufbaue unserer Vorstellung von dem Verhalten der Organismenwelt im Allgemeinen, sondern auch im einzelnen Falle besonders da, wo wir ursprünglicheren Verhältnissen innerhalb höherer Organismenkreise begegnen. Das anscheinend Abweichende und Fremdartige findet dann seine Beziehung und den naturgemässen Zusammenhang, indem wir es mit bereits Bekanntem aus niederen Zuständen vergleichen. Was für sich betrachtet unverständlich erscheint, wird durch den aufgedeckten Anschluss morphologisch verständlich und manches Dunkel wird dadurch aufgehellt.

Wenn so der einzelne Organismus verlangt, die Kenntniss des Verhaltens anderer Organismen zu seinem Verständniss herbeizuziehen, so wird damit die Vergleichung begründet und damit geben jene Fälle zugleich ihre Stimme ab für die Nothwendigkeit einer ausgedehnteren Orientirung.

Einen solchen Fall repräsentirt das Skelet, vorzüglich das Cranium von Alepocephalus rostratus. Dieser merkwürdige Teleostier, von seinem Entdecker unter die Clupeiden gestellt[1], von Cuvier[2] den Esociden beigezählt, später von Valenciennes[3] als

[1] Mémoires de l'Acad. des Sciences de Turin T. XXV. 1820.

[2] Regne animal 3. Edit. Bruxelles 1836. T. I. pag. 534.

[3] Cuvier & Valenciennes. Hist. nat. des poissons. T. XIX. pag. 169.

eine eigene Abtheilung diesen angeschlossen, ward von GÜNTHER[1]) gewiss mit Recht als Repräsentant einer besonderen Familie der Physostomen betrachtet. Die über ihn vorhandenen anatomischen Notizen betreffen nur die Kiemen und die Organe der Leibeshöhle. Sie sind spärlich bei RISSO, der dem Thiere irrig eine Schwimmblase zuschreibt. J. MÜLLER[2]) verbessert diesen Fehler, und constatirt zugleich in dem Vorhandensein freier Nebenkiemen eine Verschiedenheit von den Esoces, dabei aber die Stellung zu den Clupeiden für die richtige haltend. Auf den Verdauungsapparat sowie das Urogenitalsystem beziehen sich etwas umfänglichere Angaben von VALENCIENNES, ohne dass jedoch dadurch mehr als eine sehr allgemeine Kenntniss dieser Organe geboten wäre.

Meine eigenen Untersuchungen betreffen die Skeletverhältnisse dieses seltenen, die Meerestiefen bewohnenden Fisches, von dem mir zwei Exemplare zu Gebote standen. Ueber Einiges habe ich bereits vor zwölf Jahren Mittheilungen gemacht, so über das Verhalten der Kopfknochen zum primordialen Kopfskelete[3]). Eine genauere Darstellung hatte ich mir vorbehalten, und mache sie zum Gegenstande dieser kleinen Abhandlung, die mir zugleich Gelegenheit bietet einige andere das Kopfskelet der Teleostier betreffende Fragen zu besprechen, und bei Anlass der Beschreibung des Kiemenapparates auf eine bei Clupea vulgaris gefundene Einrichtung aufmerksam zu machen. Die Stellung unseres Fisches innerhalb der Physostomen als Repräsentant einer besonderen Familie gibt Grund genug den bedeutsamsten Abschnitt des Körpers einer besonderen Untersuchung zu unterziehen.

Wir zerlegen das Kopfskelet in seine Hauptbestandtheile: das Cranium und den Kieferkiemenapparat (Visceralskelet). An beiden fällt sofort die ausserordentliche Dünnheit der Knochen auf, deren auch von GÜNTHER gedacht wird.

---

[1]) Catalogue of the Fishes in the british Museum. Vol. VII. pag. 477.

[2]) Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoïden. Abh. d. K. Akad. der Wiss. z. Berlin. Phys.-math. Klasse 1844. pag. 171.

[3]) Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. II. 1865. pag. 124. Anmerk. Ueber primäre und secundäre Knochenbildung. Jenaische Zeitschrift Bd. III. pag. 56. Bezüglich der Wirbelsäule habe ich das Bestehen eines Knorpelkreuzes im Innern der Wirbelkörper, sowie das Vorkommen vollständiger knorpeliger oberer Bogen bekannt gemacht. Jen. Zeitschr. Bd. III. pag. 393. Taf. VIII. Fig. 12. Das Skelet des Schultergürtels ist gleichfalls von mir beschrieben und abgebildet worden. Unters. z vergl. Anat. der Wirbelthiere. II. 1865. pag. 124. Taf. VII, Fig. 5.

## Vom Cranium.

Das Cranium bietet in seiner äusseren Configuration nichts von dem anderer, verwandter Teleostier Abweichendes dar. Es zeigt sich in seiner Sculptur nur etwas einfacher gestaltet, besonders am hinteren Abschnitte, in so fern die bei anderen dort befindlichen Gruben und Buchten entweder ganz fehlen oder nur angedeutet sind. Was sich aber sofort als höchst eigenthümlich darstellt, das ist die durch die Dünne der Knochen erzeugte Pellucidität, so dass innere Organe durch den Skeletcomplex hindurchschimmern. So bemerkt man die Bogengänge des Labyrinthes und unter diesen vornehmlich den hinteren und den äusseren mit vollkommener Deutlichkeit in ihrem ganzen Verlaufe. Ebenso die Otolithen. Die Occipitalregion bildet mit der Labyrinthregion den mächtigsten Abschnitt des Craniums, wenig in die Höhe, dagegen mehr in die Breite entfaltet. In der Occipitalregion ist eine sehr schwache Crista vorhanden. Sie ragt nur wenig oben und hinten über die seitlichen Occipitalerhebungen vor, die ihre Vorsprünge nach hinten gerichtet zeigen. Diese sind durch eine schräg nach hinten auslaufende Vertiefung von der medianen Crista getrennt, und durch eine ebenfalls hinten auslaufende, jedoch minder tiefe Buchtung von dem lateralen Vorsprunge der Labyrinthregion. Letzterer setzt sich mit einem leichten seitlichen Ausschnitt in den Postfrontalvorsprung fort, welcher die bedeutendste seitliche Prominenz des gesammten Craniums bildet. Die fast sagittal gerichteten Supraclavicularia lagern in jener ersterwähnten Einbuchtung zur Seite der Crista. Unterhalb des Postfrontalfortsatzes liegt die vordere Grenze der Gelenkfläche des Hyomandibularstückes. Die hintere Grenze der queren Gelenkgrube findet sich dicht unter dem Labyrinthvorsprung. Die hintere Fläche des Craniums setzt sich zwar sehr bestimmt, aber doch mit abgerundeter Kante von der unteren Fläche der seitlichen Vorsprünge ab. An jener Kante schimmert die hintere Hälfte des äusseren Bogenganges durch die Schädelwand. Der orbitale Schädelabschnitt bietet eine von einem dünnen membranösen Septum orbitale geschlossene Lücke von querovaler Form. Als obere Grenze des Septums erstreckt sich vom stark verschmälerten Schädeldach ein kantenartiger Vorsprung herab. Nach hinten verbreitert sich dieser Vorsprung, und flacht sich dabei ab, bis zu einer medialen Oeffnung, welche den beiden Opticis zum Durchlasse dient. Seitlich und abwärts davon erstreckt sich ein Augenmuskelcanal in der Basis cranii entlang nach hinten (Fig. 5 *om*. Während oberhalb der

medianen Lücke des Orbitalabschnittes das Cranium massiver in den ethmoidalen Abschnitt sich fortsetzt, ist letzteres unterhalb jener Lücke nur durch eine schmale Knochenspange (das Parasphenoid) mit dem hinteren Theile des Craniums in Zusammenhang. Die Ethmoidalregion selbst bietet die normale seitliche Verbreiterung und damit die vordere Abgrenzung der Orbita, während ihr vorderer schmaler Abschnitt in ein kurzes, terminal verbreitertes Rostrum (Fig. 5 *r*) ausgezogen ist.

In all diesen formalen Befunden besteht nichts von dem Cranium anderer Teleostier, vornehmlich Physostomen, Abweichendes. Am meisten findet sich in der allgemeinen Gestaltung eine Aehnlichkeit mit Esox, namentlich in Bezug auf die Ethmoidalregion. Nur die grössere Länge bildet hier eine Verschiedenheit. Bei der Orbitalregion ist es das bei Esox bestehende knorpelige Septum und in der Occipital- und Labyrinthregion ist es die bei Esox ausgeprägtere Bildung von Fortsätzen und Vertiefungen, Gruben, worin Abweichungen sich ergeben. Die Exoccipitalfortsätze lassen durch ihre bedeutende Erhebung bei Esox sowohl medial gegen die Crista occipitalis als lateral gegen die Seitenfortsätze ansehnliche Gruben entstehen, welche bei Alepocephalus nur angedeutet sind. Dieser Differenzirung gegenüber ist bei Alepocephalus eine Veränderung im Vorkommen eines membranösen Septum orbitale gegeben, welche als eine geringere Ausbildung eines primitiven Zustandes sich erweist. Wenn wir annehmen dass ein knorpeliges Septum einem niederen Zustande entspricht, so ist das Cranium von Alepocephalus mehr als jenes von Esox verändert. Aber es tritt nicht nur das Knorpelcranium an vielen Stellen zu Tage, sondern die ausserordentliche Dünne der Knochen lässt den Knorpel überall durchschimmern, so dass das vollständig präparirte Cranium gar nicht den Eindruck eines knöchernen macht.

Die Knochen des Craniums[1]) ergeben folgende Verhältnisse:

[1]) In der Aufführung der einzelnen Knochen bediene ich mich derselben Bezeichnungen, die ich in meinen »Grundzügen der vergl. Anat.« benutzte. Ich habe damit nicht die Meinung, dass die mit diesen Bezeichnungen ausgesprochene Deutung die richtige sei, vielmehr hege ich die Ueberzeugung, dass wir noch weit entfernt sind für alle hier in Betracht kommenden Skeletgebilde die Homologie als festgestellt annehmen zu dürfen. Wenn man nur Einen Typus oder auch einzelne näher Verwandte berücksichtigt, erscheint es nicht schwer eine Feststellung der Homologie durch Vergleichung mit höheren Formen zu gewinnen. Man vergleicht die Lagebeziehung dieses oder jenes Knochens, auch wohl die Austrittsstellen von Nerven, und begründet darauf eine Homologie, der sich

In der Occipitalregion bildet das wirbelkörperartig gestaltete Occipitale basilare (Fig. 4, 5 *ob*) die Grundlage und begrenzt das Hinterhauptsloch. Die Occipitalia lateralia treten über letzterem nicht ganz zusammen, so dass zwischen ihnen noch ein schmaler Knorpelsaum liegt, der sich sogar, in einen medianen Fortsatz auszieht. Die kleinere Hälfte der Oberfläche der Knochen ist nach hinten gerichtet, die grössere sieht lateral, indem sie theils an der Unterfläche des Seitentheils des hinteren Schädelabschnittes liegt, theils zur Seite der Basis cranii herabsteigt, und hier eine ansehnliche Wölbung mit bilden hilft, welche den Vorhof des Labyrinthes umschliesst. Dieser Raum dehnt sich beiderseits bis an die Basis herab, so dass zwischen beiden in der Schädelhöhle nur eine senkrechte Platte bleibt, die theils vom Occipitale basilare, theils vom Petrosum gebildet wird. Das Occipitale superius (Fig. 2 *os*) ist durch eine Knorpelstrecke von dem Occipitale laterale getrennt. Es ist nur zum kleineren Theile an der hinteren, zum grösseren an der oberen Fläche des Craniums sichtbar, und bildet die unansehnliche Crista occipitalis. Auch das Occipitale externum (Fig. 2, 3, 4 *oe*) ist mit einem grösseren Abschnitte dorsal ausgedehnt.

Vor dem oberen Theil des Occipitale laterale, seitlich und abwärts vom Occipitale externum bildet das Squamosum den seitlichen Schädelvorsprung (Fig. 3 *sq*), mit einer schmalen aber starken Knochenkante. Ausser dem Occipitale basilare stellt dieser Vorsprung

---

kein Bedenken entgegenstellt. Die Zweifel bleiben aber nicht aus, sobald die Untersuchung über eine grössere Zahl von Teleostier-Gruppen ausgedehnt wird. Dann treffen jene Lagebeziehungen nicht mehr zu, und auch in den Austrittsstellen der Nerven ergeben sich mannigfache Befunde. Der gewonnene Boden entschwindet wieder. Es wird also zuvor eine genaue Durchforschung der Thatsachen innerhalb der Teleostier nöthig sein, um darauf hin feststellen zu können was eigentlich am Teleostier-Cranium typisch sei, was wesentlich für die ganze Klasse, und wie die Abweichungen und Variationen der Zusammensetzung des Craniums aufzufassen seien. Erst dann wird für den Versuch einer Vergleichung mit dem Cranium der Reptilien etc. ein Erfolg zu erwarten sein. So lange dieser Anforderung nicht entsprochen ist, ist nicht einmal sicher, ob alle die Verknöcherungen des Teleostier-Schädels wirklich Homologa in den höheren Abtheilungen besitzen, geschweige denn welches diese Homologa sind. Der grösste Werth der vergleichenden Anatomie scheint mir auch nicht darin zu liegen, dass sie die Uebereinstimmung oder die Verschiedenheit der einzelnen Ossification in den niederen und höheren Formen nachweist, sondern dass sie die viel tiefer liegenden Zusammenhänge aufdeckt. In dem Masse als sie damit fundamentale Einrichtungen berührt wird ihre Bedeutung gehoben, und zu jenen verhalten sich die einzelnen Ossificationen des Craniums doch nur als untergeordnete Zustände.

den massivsten knöchernen Theil des gesammten Craniums vor. Von da aus erstreckt sich das dünner werdende Squamosum nach vier Richtungen, wodurch es eine pyramidale, von oben nach abwärts comprimirte Gestalt empfängt. Es umschliesst den Scheitel des äusseren Bogenganges.

Vor dem Occipitale laterale liegt das Petrosum (Fig. 4 *pe*), Huxley's Prooticum. Eine auf seiner äusseren Oberfläche herab verlaufende scharfe Kante theilt jene Fläche in zwei Abschnitte: einen hinteren grösseren, welcher seitwärts sieht, und einen vorderen kleineren, der die hintere Wand der Orbita bilden hilft. In diesem Verhalten liegt ein mit Clupea gemeinsamer Befund. Median stossen beiderseitige Knochen am Boden der Schädelhöhle zusammen. In der Nähe der den Knochen theilenden Kante sind zwei Oeffnungen vorhanden, die vordere für den Trigeminus, die hintere für den Facialis. Die erstere liegt nicht weit von dem vorderen, medialen Rande des Knochens, der hier an das Alisphenoid stösst. Die hintere liegt unmittelbar unter der erwähnten Kante, welche, eine kurze Strecke weit eine knöcherne Spange bildend, über das Loch hinweg zieht, und es somit in zwei äusserliche Mündungen zerlegt. Eine davon kommt an die Orbitalfläche des Petrosum zu liegen, die andere an die laterale Fläche (Hyomandibularfläche). Ein solch eigenthümliches Verhalten, welches auch beim Aal sich findet, ist bei Selachiern von mir beschrieben worden[1]). Der mediale und basale Theil des Petrosum bildet eine Bucht für den Augenmuskelcanal der von diesem Knochen aufgenommen wird. Zu diesem Zwecke weicht der genannte Abschnitt des Knochens vorn in zwei Lamellen auseinander. Eine äussere tritt schräg abwärts und stösst vom Parasphenoid bedeckt an einen primordialen Knorpelrest, den Augenmuskelcanal seitlich und zugleich von unten her begrenzend. Eine innere Lamelle tritt etwa in der Mitte der Breite des gesammten Petrosums von der äusseren Lamelle ab, begibt sich fast horizontal einwärts, mit der andern im Knorpel sich vereinigend. Sie wird die Decke des Augenmuskelcanals und Boden des vorderen Schädelhöhlenraums. Von der Orbitalfläche ist die Decke des erwähnten

[1]) Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere III. pag. 17. Daselbst habe ich auch die Beziehungen auseinandergesetzt, welche sich aus der Vergleichung mit dem Canalis Fallopii und dessen Hiatus ergeben. Ob das dort ausgeführte auf Alepocephalus angewendet werden darf, muss ich dahingestellt sein lassen, da mir bei diesem eine genauere Prüfung der Nerven unausführbar war.

Canals durch eine scharfe Kante getrennt. Vorn über dem Petrosum springt ein hakenförmig abwärts gekrümmter Knochen vor, das Postfrontale (Fig. 4 *pf*), welches mit seiner ansehnlichsten Fläche in die hintere Orbitalwand eingegangen ist. Der Haken besteht aus massiver Knochensubstanz.

Vor dem Postfrontale mit dem Petrosum, und letzteres mit einer sehr ansehnlichen Kante begrenzend, findet sich das Alisphenoid (Fig. 4, 5, *as*). Es reicht abwärts bis zum hinteren oberen Rande der Interorbitallücke, deren Grenze es bilden hilft, tritt aber nicht bis zum Supraorbitalrande des Knorpelcraniums empor; dieser wird vom Frontale bedeckt. Vor dem Alisphenoid, an es anstossend, liegt das Orbitosphenoid (Fig. 4, 5 *or*), schmaler als ersteres, aber länger, und wie jenes den oberen Rand der Interorbitallücke bildend.

Vor dem Petrosum, aber der Basis des Schädels angehörig, trifft man median das Basisphenoid (Fig. 4, 5 *bs*). Aehnlich wie bei Esox und Salmo ist es aus einem medianen Stücke geformt, welches aufwärts in zwei seitliche conisch verbreiterte Theile divergirt. Die senkrechte, mediane Platte ist nur knöchern, nach vorn und unten in scharfer Kante abgeschrägt, pflugscharartig geformt. Sie ruht auf dem Parasphenoid und stösst hinten mit Knorpel zusammen, der median den Boden des Augenmuskelcanals bildet. Das Ende jedes der beiden oberen Fortsätze tritt mit einem Theile des Alisphenoid und des Petrosum zusammen. Das Basisphenoid bildet so ein Septum des Augenmuskelcanals, der dadurch in zwei Hälften getheilt wird, welche hinter ihm sich in einen gemeinsamen, kegelförmig sich verjüngenden Raum vereinigen. Diese eigenthümliche Gestalt des Basisphenoids in Concurrenz mit der Ausbildung des Augenmuskelcanals findet sich in der Abhandlung von A. Vrolik erläutert[1]).

[1] Niederländ. Archiv f. Zoologie Bd. I. Im Separatabdruck pag. 58.) — Wenn es auch bis jetzt noch unausführbar ist für das Fehlen oder das Vorkommen des Basisphenoid bei den einzelnen Gattungen der Teleostier ein Causalmoment aufzufinden, so kann doch seine eigenthümliche, Y-förmige Gestalt aus der Bildung des Augenmuskelcanals abgeleitet werden. Dass derselbe eine erst im Laufe der Ontogenie erworbene Einrichtung ist, hat A. Vrolik für den Lachs gezeigt. In dem Maasse seiner Ausbildung bleibt zwischen beiden Canälen im Cranium ein medianes Stück übrig, welches nach oben in die beiden seitlichen Aeste sich gabelt, deren Form wieder von dem Inhalte der Schädelhöhle bestimmt wird. Soweit das mediane Stück sich ausdehnt bleiben die beiderseitigen Canäle getrennt. Wo es geschwunden ist, wie bei Clupea harengus bilden beide Canäle einen einzigen Raum. Diese Beziehungen haben bis jetzt wenig Beachtung gefunden.

In der Ethmoidalregion ist das Ethmoidale laterale oder Praefrontale (Fig. 1, 3 *el*) zu erwähnen. Es bildet den vorderen Orbitalrand und stellt ein oben und unten breiteres, in der Mitte schmäleres Knochenstück vor, welches mit seinem schmalen Theile das den Olfactorius durchlassende Loch lateral begrenzt, während die mediane Begrenzung dieser Oeffnung vom Knorpel der Ethmoidalregion gebildet wird.

Die bis hierher aufgeführten Knochenstücke sind mit dem Primordialcranium in engem Zusammenhange, können nicht ohne letzteren zu zerstören, abgelöst werden, wie dünn und zart sie auch an manchen Strecken, vorzüglich an ihrer Peripherie erscheinen. Auf ihrer Oberfläche sind feine, den Rändern parallel gehende Streifen unterscheidbar: Wachsthumsstreifen, die eine bestimmte Stelle in concentrischer Anordnung umziehen. Diese Stelle entspricht der grössten Dicke des Knochens und bezeichnet damit zugleich den Ort der ersten Ossification.

Zu diesen Knochen kommen andere, welche weniger innige Beziehungen zum Knorpelcranium wahrnehmen lassen, sich leicht vom Cranium ablösen, und theilweise die vorigen überlagern. An der Basis cranii ist es das Parasphenoid und der Vomer. Das Parasphenoid (Fig. 1 *ps*) bietet eine leichte Krümmung, weniger als bei Clupea zwar, aber doch deutlich, so dass die Stelle, wo ihm das Basisphenoid aufsitzt, einen Vorsprung bildet. Es ist hinten breit, noch etwas das Occipitale basilare bedeckend, mit einer seichten nach vorn sich verschmälernden Vertiefung ausgestattet. Der seitlich emportretende Theil deckt ein Stück vom Petrosum. In der Orbitalregion verschmälert es sich bedeutend und ist an seiner Oberfläche mit einer medianen Crista versehen. Am Auslaufen der Crista verbreitert es sich allmälig in der Ethmoidalregion und zeigt auf seiner Unterfläche eine flache Rinne.

Der Vomer ist vorn breit, nach hinten verschmälert, der unteren Fläche des Rostrum der knorpeligen Ethmoidalregion angepasst, mit einem oberen Kiel versehen, dem an der Unterfläche eine seichte Furche entspricht. Vorn besitzt er einen aus verzweigten Knochenleistchen gebildeten bogenförmigen Vorsprung, an den seitlich die Praemaxillaria sich anschliessen. Die Leistchen lassen den Vorsprung rauh erscheinen, als ob er mit Zähnchen besetzt sei. Die mikroskopische Untersuchung weist auch an den Abgangsstellen der kleineren Leistchen von den grösseren, kleine Höcker nach, jedoch keine wirklichen Zahnbildungen.

Von den Knochen der Oberfläche des Craniums liegen die Parietalia (Fig. 3 *Pa*) weit auseinander auf dem Seitentheile des Schädels. Es sind sehr dünne, längliche Knochenplättchen, welche medial an die Stirnbeine grenzen und Postfrontale, Squamosum, theilweise auch Occipitale externum überlagern. Auf ihrer Oberfläche bemerkt man einige weitgeöffnete Röhrchen vorstehen. Die ansehnlichsten Stücke sind die Frontalia (Fig. 3 *f*), sie erstrecken sich als sehr dünne Knochen vom Occipitale superius und Occipitale externum an, deren vordere Ränder sie überlagern, über das ganze Schädeldach bis in die Ethmoidalregion. In der Gegend des Postfrontale sind sie am breitesten. Von da an bilden sie den Supraorbitalrand, setzen sich mit einer dünnen Lamelle, weit über Alisphenoid und Orbitosphenoid übergreifend, medianwärts zur oberen Umgrenzung der Orbita fort. Die Oberfläche des Frontale ist mit einer leistenförmigen Erhebung ausgestattet, welche am hinteren Abschnitte mit der anderseitigen parallel, am vorderen mit ihr etwas convergirend und längs des Supraorbitalrandes verläuft. Die Leiste trägt 10—11 Mündungen von sogenannten Schleimcanälen. Die vorderen dieser Mündungen sind, wie bei anderen Teleostiern nach vorn, die hinteren nach hinten gerichtet. Auch gegen den hinteren Theil des Supraorbitalrandes sind noch 1—2 solcher Röhrchen am Knochen bemerkbar. An den Stellen dieser zur Umschliessung von Sinnesapparaten dienenden Sculpturen ist der Knochen am stärksten, während er sich sowohl medial, als auch mit der einwärts in die Orbita sich lagernden Lamelle ausserordentlich verdünnt.

Der das Rostrum bildende Theil des Ethmoidalabschnittes wird von einem Knochen bedeckt, den ich als Ethmoidale medium aufführe. Ein unpaares Knochenstück — bei Esox paarig — besteht es (Fig. 3 *em*, Fig. 14) aus einem vorderen, mit abgerundetem und zierlich crenelirtem Rande versehenen Abschnitte und zwei davon ausgehenden, nach hinten divergirenden dünnen Stäbchen, welche bis zu den vorderen Enden der Frontalia reichen, und diese lateral umgreifen. Das Vorderstück besitzt feine, nach den Crenelirungen des Randes ausstrahlende Erhebungen. Sie sammeln sich jederseits, um eine auf die schmalen oberen Theile sich fortsetzende Leiste zu bilden. Jederseits ist noch, vom Hinterrande des Vorderstückes ausgehend und auf die Seiten der beiden Knochenstäbchen fortgesetzt ein flügelförmiger Anhang vorhanden, der das Ganze vorn dreilappig erscheinen lässt. Bei dem einen Exemplare waren die beiden oberen Schenkel dieses Knochens fast bis ans Frontale durch eine ganz

dünne Lamelle unter einander in Zusammenhang. Diese Fortsätze deuten auf paariges Vorkommen oder auf Concrescenz aus zwei Knochen. Auch beim Lachs ist es unpaar, aber viel kürzer. PARKER hat es als Supraethmoidale bezeichnet.

Ein dünnes, ganz schmales Knochenplättchen bildet das Nasale (Fig. 1 *na*). Es liegt lateral vom Ethmoidale medium und parallel mit dessen hinteren Schenkeln, ziemlich lose, so dass es leicht abgelöst wird. Es reicht vom Nasalende des Frontale bis zur vorderen Platte des vorigen Knochens. Ein ähnliches plattes Stäbchen findet sich lateral von der Nasengrube (Fig. 1 *an*). Ich bezeichne es als Adnasale. Er erstreckt sich vom Ethmoidale laterale aus abwärts gegen das Palatinum, ohne jedoch dort befestigt zu sein. Vielleicht ist dieser Knochen auf den von AGASSIZ bei Esox als Os supraciliaire beschriebenen beziehbar, wenn dieser auch durch seine ovale Form von jenem abweicht, und auch in der Lage differirt. An diese Knochen reihe ich noch die Infraorbitalia, welche, sämmtlich Röhrchen der Sinnescanäle tragend, zum Theile bis auf den zur Umwandung der letzteren dienenden Abschnitt reducirt sind. Sie umziehen zwar die Orbita, der durch sie gebildete Bogen weicht aber unten und hinten vom Orbitalrande ab, und liegt auf der Kaumuskulatur, fast ganz parallel mit dem auf dem Praeoperculum befindlichen Röhrensysteme. Es sind deren sechs. (Vergl. Fig. 8 *a—g*). Das erste und zweite (*a*, *b*) ist ein stäbchenförmiges Stück von 7 Mm. Länge. Das dritte (*c*) bildet den Scheitel des Infraorbitalbogens, und besitzt die doppelte Länge. Es ist zugleich von grösserer Breite, besonders in seiner Mitte. Das vierte und fünfte (*d*, *e*) ist wieder kürzer. Daran reiht sich das grösste, blattartig gestaltete Stück (*g*), welches zur Seite der Ethmoidalregion liegt, und sich mit einem hinteren zugespitzten Theile (*f*) dem vorhergehenden (*e*) verbindet. An einem der Exemplare hat es geschienen, als ob der schmale Abschnitt (*f*) ein gesondertes Knochenstückchen vorstellt. Auf dem vordersten grossen Stücke erhebt sich eine Leiste mit mehreren röhrenförmigen Mündungen.

Ein einzelnes kleines Knochenstückchen ist endlich noch vom Schädeldach zu erwähnen, wo es auf dem Parietale und dem Occipitale externum quer aufliegt. Es gehört gleichfalls dem Hautröhrensysteme an und trägt die Mündungen von 2—3 Röhrchen.

Ueber die Beziehungen der dem Primordialcranium auf- und angelagerten Knochenstücke werde ich am Schlusse einige Bemerkungen machen. Für's erste lag mir daran, eine möglichst genaue

Darstellung der einzelnen Theile zu geben, damit von da aus einmal weitergegangen werden kann. Eine Vergleichung mit den Knochen anderer Physostomen habe ich nur hin und wieder vorgenommen. Diese Beschränkung möchte ich theils mit der Unzulänglichkeit des mir zu Gebote stehenden Physostomen-Materials, theils auch mit dem Umstande motiviren, dass eine Ausdehnung der Vergleichung die Aufgabe dieser Arbeit alterirt haben würde. Wir kennen bis jetzt noch zu wenig vom Cranium der Mehrzahl der Physostomen, als dass wir von einem Ueberblicke über das Kopfskelet dieser Abtheilung sprechen könnten. Auch die mir bekannten grösseren Sammlungen des Continentes bieten ihr Material meist in einer Weise dar, dass gerade das Kopfskelet, und namentlich die Seitentheile des von anderen Knochencomplexen überlagerten Craniums einer Untersuchung unzugänglich sind [1].

## Vom Visceralskelet.

Das Visceral- oder das Kiefer-Kiemenskelet sondere ich in den Kiefergaumenapparat und die Kiemenbogen. Ersterer besteht aus dem Palatoquadratknorpel und den an ihm enstandenen Ossificationen, dann den oberen Kiefertheilen und dem Unterkiefer.

Der Palatoquadratknorpel ist in seiner vollen Continuität vorhanden, mehr als beim Hechte oder bei Salmonen, besonders an seinem vorderen Abschnitte (Fig. 6 *π*), der mit dem Ethmoidalknorpel articulirt. An dieser Stelle besitzt der Knorpel einen Vorsprung, während sein vorderster Abschnitt vom Palatinum (Fig. 1 *pal*) umfasst wird. Dieses stellt einen nach vorn zu stark verjüngten

---

[1] Seit einer Reihe von Jahren bediene ich mich bei der Aufstellung von Teleostierskeleten einer andern Art als der üblichen. Das Kiemenskelet mit dem Zungenbeinbogen wird vom übrigen Kopfskelet separirt, letzteres in der Medianebene mit einem guten Sägeschnitt halbirt, und die eine meist etwas grössere Hälfte mit der Wirbelsäule in Zusammenhang gelassen. Dadurch bietet eine Seite den Einblick in die Schädelhöhle. Die andere Hälfte wird beim Bestehen reichlicheren Knorpels in Weingeist aufbewahrt, wobei noch weitere Zergliederungen vorgenommen werden können. Ist der primordiale Knorpel geschwunden, so kann auch diese Hälfte, am besten unter Ablösung des Kiefergaumenapparates in beliebiger Weise, trocken, für sich, oder mit dem Hauptpräparate zusammen aufgestellt werden. So ist es möglich schon an einem einzigen Exemplare aus der Sammlung einen Einblick in die wichtigsten Verhältnisse der Architectur des Kopfskeletes zu gewinnen, ohne dass das montirte Präparat zerstört wird.

Knochen vor, der mit einer Verdickung der Seite des knorpeligen Rostrums anliegt, und vorwärts mit dem Maxillare articulirt. Er trägt an einer vorspringenden Kante eine Reihe feiner Zähnchen, die mit denen des Praemaxiliare übereinstimmen. Nach hinten erstreckt sich der Gaumenknorpel einmal medial mit einem plattenartigen Vorsprunge zum Boden der Orbita, dann lateral mit einer bedeutenden Verdünnung zum Quadratum, welches den ossificirten hintersten Abschnitt des Palatoquadratknorpels bildet. An seinem hinteren Rande besitzt das Quadratum (Fig. 1, Fig. 6 *q*) einen von oben her eindringenden Einschnitt, von einem aufwärts gerichteten, über das Quadratum hinausragenden, zugespitzt endenden Fortsatz überlagert. In den Einschnitt bettet sich das Symplecticum. Das Quadratum hängt durch Knorpel mit dem Metapterygoid zusammen, welches, wie bereits von Huxley bei Esox dargethan, aus einer Verknöcherung jenes Knorpels hervorgeht. Vom hinteren Rande des Metapterygoid ragt eine ansehnliche Knorpelplatte (Fig. 6 *p*, vergl. auch Fig. 1) gegen das Präoperculum und deckt hier einen Theil des Hyomandibulare. Dieser Knorpel fehlt bei Lachsen und bei Esox, indem hier dem Metapterygoid eine relativ geringere Ausdehnung nach hinten und aufwärts zukommt. Auf der Oberfläche des Knochens verläuft quer eine Kante, die sich in der Mitte am bedeutendsten erhebt, sie scheidet eine laterale oder faciale Fläche von einer medialen, orbitalen, welche den Boden der Orbita bilden hilft. Die erstere Fläche entspricht zugleich dem grösseren Theile des Knochens; die letztere dem kleineren. Ein fast rechtwinkeliger Ausschnitt springt von vorn und median ein, und wird vom Entopterygoid ausgefüllt. Durch die Ossification des Metapterygoid aus einem Theile des Palatoquadratknorpels wird die Verschiedenwerthigkeit dieses Knochens im Vergleiche mit den beiden anderen Pterygoid-Knochen dargethan. Denn das Ecto- wie das Entopterygoid sind ohne Betheiligung von Knorpel. Letzteres (Fig. 1 *epi*) wird vom Gaumenknorpel vorn eine Strecke weit bedeckt, liegt somit hier unter demselben, indess es hinten an den vorderen Rand des medianen Theils des Metapterygoid grenzt. Bei den Salmonen tritt es hinten noch unter den letzteren Knorpel. Dadurch erscheint es als eine der unteren Fläche des Palatoquadratknorpels zukommende Knochenbildung und zeigt bei Lachsen ein primitiveres Verhalten als bei Alepocephalus. Es bildet den grössten Theil des Bodens der Orbita.

Das Ectopterygoid (Fig. 1 *ecp*) ist in seiner Gestalt mehr jenem

von Esox ähnlich. Vorn tritt es zum Palatinum und schiebt sich etwas unter dasselbe, so dass es recht fest verbunden erscheint. Man hat es in neuerer Zeit als »Jugale« aufgefasst, eine Deutung, deren Zulässigkeit ich hier nicht besprechen will. Jedenfalls aber wird es mit dem Entopterygoid als von dem Metapterygoid sehr verschieden zu beurtheilen sein.

Von den Oberkieferknochen ist das Praemaxillare Fig. 1 *px* zwar nicht sehr ansehnlich, begrenzt aber doch den grössten Theil des Oberrandes der Mundspalte. Median am stärksten, verjüngt es sich lateral und legt sich dabei dem Unterrande des Maxillare an. Wie bekannt, trägt es eine Reihe feiner Zähne, die dem Maxillare abgehen. In seiner Beweglichkeit ist es an jene des Maxillare geknüpft. Das Maxillare (Fig. 1 *mx*) ist ein schmaler, schwach gekrümmter Knochen. An der Unterseite seines massiveren vorderen Dritttheiles besitzt er eine Rinne, zur Aufnahme des Praemaxillare, das hintere dünnere Ende des Knochens wird von einem kürzeren Knochen von oben her theilweise überlagert Fig. 1 *smx*. Es ist das Supramaxillare der Autoren. Hinten breiter und abgerundet verschmälert sich dieser Knochen nach vorn und krümmt sich dabei aufwärts und vorwärts, allmälig in eine kurze Spitze auslaufend. Gegen dieses gekrümmte Ende verläuft auch ein kielförmiger Vorsprung. Mit dem Maxillare steht das Supramaxillare vorwiegend durch den gemeinsamen Integumentüberzug in Verbindung. Doch ist hinten noch ein Bändchen zwischen beiden Knochen bemerkbar. Auch gibt das vom Unterkiefer aus zur Innenfläche des Maxillare abgehende Band einige Züge zum Supramaxillare, so dass beim Abziehen des Unterkiefers, und dem damit erfolgenden Oeffnen des Mundes das Supramaxillare mit seinem vorderen freieren Theile sich etwas hebt. In der von der Krümmung des Supramaxillare gebildeten Bucht liegt ein zweiter kleinerer Knochen dem Maxillare auf. Er ist von ovaler Gestalt Fig. 8 *sx* mit dem Supramaxillare gemeinsam vom Integumente überzogen, oder eigentlich in dasselbe eingebettet, so dass er mit dessen Abtrennung entfernt wird. Der Knochen besitzt nur feine concentrische Linien als Relief, und stimmt auch sonst so vollständig mit den Schuppen des übrigen Körpers überein, dass ich nicht anstehe ihn als eine Schuppe anzusehen. Auch die weichere Beschaffenheit theilt er mit den Schuppen, von denen er also die einzige am Kopfe vorkommende repräsentirt, wenn man das auf dem Schädeldache beschriebene Knochenplättchen oder die Infraorbitalia nicht ebenfalls als wenn auch modificirte Schuppen gelten lassen will.

Jedenfalls ist jenes zweite Supramaxillare in einem primitiveren Zustande.

Das Verhalten der beiden Supramaxillaria stimmt am meisten mit bei Clupeiden Bestehendem überein. Clupea vulgaris besitzt beide Knochen in der gleichen Lage. Der grössere entbehrt aber der bei Alepocephalus vorhandenen Sculptur, diese ist nur ganz schwach angedeutet. Das bei letzterem nach vorn gekrümmte Ende ist gerade, parallel mit dem Maxillare vorwärts gerichtet. Das bei Alepocephalus schuppenförmige Stück ist nur an seinem hinteren Theile jenem ähnlich, vorn ist es in ein massives Stäbchen ausgezogen, welches bis nahe an die Articulationsstelle des Maxillare reicht. Dadurch ist die Aehnlichkeit mit einer Schuppe aufgehoben, es ist aber interessant zu sehen wie eine, in einem Falle ganz indifferent erscheinende Schuppe in einem zweiten Falle durch ein wohl differenzirtes Knochengebilde vertreten ist.

Am Unterkiefer ist das Relief bemerkenswerth. Hinter dem Gelenk beginnt ein leistenartiger Vorsprung und erstreckt sich äusserlich über das Articulare auf das Dentale (Fig. 1 *d*) bis zu dessen vorderem Ende. Er trennt an beiden Knochen, die überaus dünn sind, eine höhere laterale Fläche von einer schmaleren unteren, die am Dentale in eine Rinne umgeformt ist. In dieser Rinne liegen die nach hinten gerichteten Mündungen von sechs, von vorn nach hinten an Länge zunehmenden, vom Knochen abgehenden Röhrchen des Hautcanalsystems. Unter dem Articulare findet sich ein ansehnlicher Angularvorsprung. Ein Angulare scheint aber mit dem Articulare innig verschmolzen zu sein. Vom Articulare aus erstreckt sich medial von der oben erwähnten äusseren Kante gelagert der Meckel'sche Knorpel, anfänglich von 2 Mm. Dicke, beim Uebergange in's Dentale jedoch auf 3 Mm. zunehmend. Nach dieser Anschwellung findet dann wieder eine rasche Abnahme der Stärke des Knorpels statt. Die Zähne des Dentale bilden eine jener des Praemaxillare ähnliche Reihe, und sind wie jene und die des Palatinum an ihrer Spitze stark einwärts gekrümmt, so dass sie als hakenförmig bezeichnet werden dürfen. Das Hyomandibulare ist jenem von Esox sehr ähnlich, und führt in seinen drei Fortsätzen ansehnliche Knorpelreste, welche wie Strahlen von der Mitte des Knochens unter bedeutender distaler Verbreiterung ausgehen (vergl. Fig. 7). Der sehr breite Gelenkfortsatz (*c*) ist besonders an seinen beiden Rändern verdickt, und indem hier auch der Knorpel im Innern des Knochens stärker ist, als an der dazwischen liegenden Strecke, ge-

winnt es den Anschein, als ob zwei Knorpelstrahlen, einer vorn, der andere hinten, in die Bildung dieses Fortsatzes einträten. Der Opercularfortsatz (*o*) ist lang und schlank: am längsten und auch am dicksten ist der zum Symplecticum laufende Fortsatz (*s*), der mit einem ansehnlichen frei liegenden Knorpelstück endet. — Das Symplecticum ist 16 Mm. lang, nur mit einer dünnen Knochenscheide versehen, griffelförmig, und dadurch von jenem von Esox verschieden.

Die Theile des Opercularapparates (vergl. Fig. 1) sind von ausnehmender Dünne und Zartheit. Vielleicht steht damit die wenig genügende Darstellung in der von VALENCIENNES gegebenen Abbildung des Alepocephalus in Zusammenhang. Das Operculum bietet gegen das Hyomandibulare eine freie überknorpelte Gelenkfläche, und verläuft, nahe an seinem unteren Rande mit einem scharfen aber feinen Kantenvorsprunge versehen, nach hinten in eine zarte feinzerfaserte, äusserlich etwas gewölbte Platte aus. Der Knorpel an der Gelenkfläche ist übrigens nicht etwa ein dünner Ueberzug, sondern dringt conisch zugespitzt etwas in's Innere des massiveren Gelenkendes ein. Am Praeoperculum (Fig. 1 *pp*) ist nur der die äussere gekrümmte Kante bildende Theil etwas massiv, oben läuft derselbe in ein schlankes Stäbchen aus, welches hinter die äussere Leiste des Hyomandibulare sich anschliesst. Der hintere freie Rand des breiteren Theiles des Knochens ist theilweise gleichfalls fein zerfasert, und wird erst unten und nach vorn hin wieder ganz, wobei von der Mitte der Länge des Knochens her feine Strahlen auf ihn auslaufen. Der bei Esox sehr ansehnlich entwickelte, gegen das Symplecticum gerichtete Fortsatz ist ein ganz unansehnlicher aber doch constanter Vorsprung, der bei Salmo gänzlich fehlt. Das Subopercul um (*sp*) ist ein ganz lose, mit der Unterfläche des Praeoperculum verbundenes, längliches, quer gelagertes Plättchen, mit oberem concaven, unterem convexen Rande, distal gleichfalls in feine Fäserchen aufgelöst. Länger, aber etwas schmaler ist das Interoperculum (*ip*), am hinteren Rande wenig ausgezackt, vorn zugespitzt, und hier von dem Ligamente umfasst, welches die Verbindung mit dem Unterkieferwinkel vermittelt[1]).

[1]) Die Beständigkeit des Zusammenhanges des Interoperculums durch einen starken ligamentösen Strang mit dem Angulare des Unterkiefers, lässt die Vermuthung entstehen, dass in dieser Verbindung auch eine morphologische Beziehung ausgedrückt sei. Mag dieses Band auch unter der Wirkung einer functionellen Nothwendigkeit sich ausgeprägt haben, etwa in der Art, dass dem Interoperculum als dem untersten Theile des gesammten Deckelapparates eine feste, eine Ablösung hindernde

## Kiemenskelet und Zungenbein.

Bevor ich die Skeletbildungen dieses Abschnittes beschreibe muss ich den ganzen mit Weichtheilen überkleideten Apparat vorführen, um einige bemerkenswerthe Verhältnisse daran hervorzuheben. Die weiten Kiemenspalten sind bekannt. Da sie bis nahe an die relativ sehr langen Capulae reichen, empfängt der mediane Abschnitt des

---

Verbindung mit dem übrigen Kopfskelet zukommen müsse, so ist damit noch keineswegs einzusehen, warum gerade dem Unterkiefer die Rolle eines Fixationspunctes zugetheilt ist. In sehr vielen Fällen ist auch das physiologische Bedürfniss gerade dieser Verbindung gar nicht verständlich. Dadurch wird die Frage erweckt ob denn das Interoperculum nicht vielleicht ein dem Unterkiefer angehöriger Skelettheil sei. Ich habe gezeigt, dass auch dem Unterkiefer — bei Selachiern — Knorpelstücke angefügt sein können, die nur als Radien desselben zu deuten sind, und die im Zusammenhange mit dem von mir auch am Oberkieferknorpel — in den Spritzlochknorpeln — nachgewiesenen Radien die letzten Spuren von Einrichtungen sind, welche auf einen gleichartigen Bau, und damit auch auf eine gleichartige Function des Kieferbogens mit den Kiemenbogen hinweisen. Ob ein solches Stück nicht im Interoperculum zu suchen sei, möchte ich als Frage aufwerfen. Eine bestimmte Antwort kann noch nicht gegeben werden, aber die Thatsachen liegen auch noch nicht so, dass eine Verneinung wahrscheinlich wird. Das Interoperculum kommt mit dem Operculum schon den Sturionen zu, ist eine sehr alte Einrichtung. Es fehlt auffallender Weise bei Polypterus, der hingegen Jugularplatten besitzt, und daran schliessen sich fossile Crossopterygier an. Das anscheinend compensatorische Verhalten von Interoperculum und Jugularplatten gibt der Vermuthung Raum, dass hier noch innigere Beziehungen bestehen möchten. In der Erforschung und Feststellung dieser Verhältnisse liegt sicher noch eine bedeutende Aufgabe vor. (Vergleiche meine hierüber gemachten Bemerkungen in den Untersuchungen z. vergl. Anat. der Wirbelthiere III. pag. 207 Anmerk.) — Bei diesem Anlasse möchte ich einem verbreiteten Irrthume begegnen. Man pflegt Versuche zur Anbahnung einer Vergleichung, und damit zu einer Erklärung, von minderem Werthe zu halten, als Urtheile, welche denselben Gegenstand so obenhin abthun, indem sie ihn als einen schon erledigten behandeln. In unserem Falle würde sich so die Meinung, dass der Opercularapparat etwa ein »System von Hautknochen« vorstelle, der kritischeren Auffassung entgegenstellen. Man verwirft die letztere weil sie noch nicht in allen Puncten erwiesen ist, und zieht die andere vor, in der stillen Voraussetzung, dass sie erwiesen wäre. Ist aber denn wirklich Etwas davon erwiesen? Für das Operculum ist es bei dem Vorkommen eines Knorpelrudimentes sicher, dass es nicht einen einfachen Hautknochen, etwa eine modificirte Schuppe bildet, und die Vergleichung mit Selachiern lässt sehr complicirte Verhältnisse erkennen. Dann, ist denn wirklich mit der Behauptung, jene Knochen seien »Hautknochen« etwas erklärt, etwas gegeben, was Form, Anordnung und Verbindung dieser Theile irgend verständlich machte? Die Methodik der vergleichenden Anatomie zeigt sich an diesem Beispiele noch sehr der Ausbildung fähig.

Kiemenapparates eine bedeutendere Länge. Die an der Unterfläche der medianen Partie aus Muskeln, dem Kiemenarterienstamm und dem Herzen bestehenden Weichtheile sind hier zu einem Längswulste vereinigt, der von dem Schultergürtel aus sich nach vorn erstreckt, und nur mit einer ganz schmalen Strecke der ventralen Fläche der Copulae anliegt. Das ihn überkleidende, hinten noch Schuppen tragende Integument setzt sich von der Seite dieses Wulstes aus direct auf die Kiemen fort. Vorn tritt vom Zungenbein her ein 26 Mm. langer Knochen in den zugespitzt endenden Theil des Wulstes, und bildet zwei seitliche divergirende Längskanten, so dass er mit einer nach hinten sich allmälig verbreiternden Fläche zu Tage tritt. Es ist der »Zungenbeinkiel« der Autoren. Parker hat ihn als Basibranchiostegal bezeichnet: Cuvier als Queue de l'os hyoïde. In der Mehrzahl der Fälle bildet er eine senkrechte Lamelle. Die Gestalt, die er bei Alepocephalus besitzt, ist somit eine eigenthümliche. Er dient, wie sonst, zur Insertion der subbranchialen Muskulatur, und hat weder zur Membrana branchiostega noch zu den Kiemenbogen irgend eine Beziehung.

Die Kiemenblättchen sind von 2—3 Mm. Länge. Sie besetzen an den ersten zwei Kiemenbogen alle Glieder mit Ausnahme des obersten, und gehen oben als ganz kurze Fortsätze, wie kleine Knötchen erscheinend, vom ersten auf den zweiten und vom zweiten auf den dritten Kiemenbogen über. Auch auf den vierten Bogen erstreckt sich vom dritten her eine solche Papillenreihe, setzt sich aber nicht in die Kiemenblättchenreihe dieses Bogens fort, sondern läuft auf der Vorderseite des dritten Gliedes desselben aus. Die Kiemenblättchenreihe des vierten Bogens ist einfach, und kommt nur dem zweiten Gliede zu. Auch am dritten Bogen beginnt der Blättchenbesatz erst am zweiten Gliede.

Auf der Innenseite des Kiemenbogenapparates findet man den aus Knochenstäbchen gebildeten Besatz in ziemlicher Ausbildung, wenn auch nicht so mächtig als bei manchen Clupeiden entfaltet. Die das bekannte Gitter zum Schlusse der weiten Kiemenspalten vorstellenden Stäbchen sind am ersten Kiemenbogen am längsten (6—7 Mm.), und nehmen nach hinten ab. Sie bilden eine einfache Reihe, zu der am dritten Gliede jedes Bogens eine aus Gruppen kurzer Knochenzähnchen bestehende zweite kommt. Der zweite Bogen verhält sich ähnlich, nur beginnt die zweite Reihe der kurzen Zähnchen schon am zweiten Gliede. Am dritten Bogen sind zwei Reihen der Zähnchen in ziemlich gleicher Ausbildung, indem die

vordere aus kürzeren, die hintere aus längeren Zähnchen als am vorhergehenden Bogen besteht. Am vierten Bogen endlich ist die vordere Zähnchenreihe unansehnlicher als die hintere, die aus langen, starken und etwas gekrümmten Zähnchen besteht und damit gegen eine ähnliche Zähnchenreihe gerichtet ist, welche dem Vorderrande des fünften Kiemenbogens ansitzt. Dieser noch ziemlich massiv gebaute Bogen krümmt sich aufwärts und vorwärts, und bildet, dem Ende des vierten angeschlossen, einen ansehnlichen Vorsprung, der in dem hintern Theil der Kiemenhöhle, dicht vor dem Schultergürtel, schon nach Oeffnen des Kiemendeckels bemerkbar ist. Eine dünne, diesen Vorsprung bedeckende Muskelschicht ist äusserlich von der dunklen, die Kiemenhöhle etc. auskleidenden Membran überzogen. Die zwischen dem vierten und fünften Bogen befindliche Spalte — letzte Kiemenspalte — erstreckt sich nicht in der ganzen Ausdehnung der Bogen nach aufwärts, sondern endet mit dem ersten (resp. zweiten) Glied des vierten Bogens. Dadurch wird in der Fortsetzung des Einganges zur vierten Kiemenspalte ein vorwärts und median gerichteter Raum gebildet, der blind geschlossen ist. Den Eingang zu diesem Recessus halten die Knochenstäbchen der letzten Kiemenspalte besetzt, die hier mit ihren freien Enden vorragen. Ueber den letzten Kiemenbogen her zieht sich die Schleimhaut mit vielen feinen Fältchen, gegen die aus der Spalte hervorsehenden Stäbchen und am vierten Bogen geht je ein Fältchen zu jedem der Knochenstäbchen, welche seinem Hinterrande ansitzen. An dem aufwärts gekehrten Theile desselben Bogens besitzt die Schleimhaut 6—7 Querfalten, die Unebenheiten darbieten. Damit empfängt der hintere seitliche Theil der Rachenhöhle eine ziemliche Complication (vergl. Fig 9). Hierzu kann endlich noch der Besatz der oberen Endglieder des dritten und vierten Bogens mit feinen Knochenhöckerchen (Zähnchen) gerechnet werden (*a*, *a*). Sie stellen obere Schlundzähne vor. Eine vom vierten Bogen nahe an dessen Basis beginnende Schleimhautfalte erhebt sich aufwärts bedeutender und trennt damit den zur letzten Kiemenspalte führenden Raum vom vordern Raum der Rachenhöhle. In Fig. 9 ist dieser Befund deutlich zu ersehen. Bevor ich auf die Beurtheilung dieses Befundes eingehe, will ich einer ganz ähnlichen, wenn auch nicht so scharf ausgeprägten Einrichtung gedenken, die bei Clupea vulgaris besteht. Der mächtige Reussen-Apparat der inneren Kiemenbogenzähnchen ist in seinen allgemeinen Verhältnissen längst bekannt, allein auf einiges Detail desselben ist hier nöthig zurückzukommen. Die durch

die langen Zähnchen vorgestellten Kämme bilden vom ersten bis zum dritten Kiemenbogen einfache Reihen. Die der vorderen Bogen sind länger als die der hinteren. Mit der Abnahme an Länge werden die Zähnchen breiter, und dies Verhalten ist am vierten, mehr noch am fünften Bogen ausgeprägt. Am dritten Bogen ist noch eine zweite Reihe von Zähnchen am oberen Stücke entfaltet. Sie stellen niedrige Blättchen vor und am vierten Bogen ist diese zweite hintere Reihe längs des ganzen Bogens entfaltet, so dass die letzte Kiemenspalte an ihren beiden Rändern von blattartigen Zähnchen begrenzt ist[1]). Diese Kiemenspalte setzt sich zwar ebenso wie die anderen dorsalwärts fort, bietet aber bezüglich ihrer Umgebung ganz andere Verhältnisse dar. Ihr oberer Abschnitt liegt nicht schräg von vorn nach hinten, wie jener der übrigen, sondern fast senkrecht, und von der Decke der Rachenhöhle her tritt die Auskleidung der letzteren mit einem gewulsteten Rande vor die Spalte, und umgrenzt dieselbe von vorn, medial und oben her, wobei der Wulst zugleich über die Reihe der breiten aber niedrigen Blätter des letzten Bogens sich hinweglegt. Durch diesen Wulst wird der Eingang zu einem Raum gebildet, der längs des oberen Abschnittes der letzten Kiemenspalte liegt, theilweise auch durch den oberen Theil der letzten Kiemenspalte nach aussen communicirt, anderntheils aber, indem er sich an dem obersten Stücke des letzten Kiemenbogens, medial davon nach vorn krümmt, mit einem Blindsacke endigt (Fig. 12, 5). Dieser Sack besitzt eine muskulöse äussere Wandung, die an den letzten Kiemenbogen befestigt ist.

In dieser Einrichtung gibt sich im Wesentlichen derselbe Befund zu erkennen wie bei Alepocephalus. Auch die den Eingang in diesen Recessus umziehende Schleimhaut bildet Falten, die mit Papillenreihen besetzt sind, und am vorderen Umfange des Eingangs ist eine Höckerbildung wahrnehmbar.

Wir treffen somit bei Clupea wie bei Alepocephalus eine über der letzten Kiemenspalte befindliche Ausbuchtung der Rachenhöhle, welche medial und vorwärts gerichtet, den Beginn einer Spiraltour andeutet. In physiologischer Beziehung ist die Bedeutung dieser Einrichtung schwer zu ermitteln. Die den Recessus auskleidende Membran zeigt nur einen dichten Besatz mit feinen und langen Papillen, sonst keine etwa auf eine respiratorische Leistung abzie-

[1]) Die Zähnchenkämme der letzten Spalte sind schon von Troschel beschrieben worden. Vergl. Archiv für Naturgeschichte. 1852. pag. 231.

lende Einrichtung, dagegen sind die den Spaltenrand begrenzenden Kämme von Knochenblättchen bedeutend entfaltet. Bei Alepocephalus sind es Stacheln, welche, die Spalte umziehend, den grössten Theil des Binnenraumes des Recessus ausfüllen, und mit ihren Spitzen gegen den Eingang desselben gerichtet sind (vergl. Fig. 9). Durch die Vertheilung von Hartgebilden an einer Strecke der Wand des Recessus könnte man im Zusammenhalte mit der muskulösen Wand der Tasche die Meinung gewinnen, dass hier ein Apparat zur Zerkleinerung von Ingestis vorliege, eine Art von Triturionsorgan. Schon Hyrtl kam auf den Gedanken, dass dem Apparat bei Clupeiden mehr eine mechanische Leistung zukomme, und wenn wir uns vergegenwärtigen wie die so verbreiteten »Ossa pharyngea inferiora« gleichfalls dieser Function durch Zahnbesatz dienen, kann jene Vorstellung nur gehoben werden. Immerhin aber dürften zu ihrer Begründung noch viele Thatsachen fehlen.

In morphologischer Beziehung stehen vorzüglich die durch Hyrtl's Untersuchungen bekannt gewordenen Umbildungen des vierten Kiemenbogens und seiner Adnexa zur Vergleichung, und da bietet die hier mitgetheilte Einrichtung unzweifelhaften Anschluss. Es sind die bei Clupeiden beschriebenen Gebilde[1], welche als accessorische Kiemenorgane, in ihrer hochgradig, zu einem spiral eingerollten Canale ausgebildeten Form als »Kiemenschnecke« bezeichnet werden. In den beiden von mir erwähnten Fischen ist zwar jener Ausbildungsgrad, wie er bei Lutodeira, Meletta und Chatoessus besteht, nicht vorhanden, aber die Einrichtung entspricht vollkommen den bei anderen beschriebenen, minder entfalteten Formen, so z. B. bei Kowalia albella, und Clupanodon aureus. Die allgemeine Uebereinstimmung des Befundes bei den Alse mit dem von Alepocephalus wird aber durch manche specielle Differenzen modificirt. Bei Clupea reiht sich das Organ viel enger an die von Hyrtl bei Clupeiden beschriebenen an, als an jenes bei Alepocephalus. Ersteres kann nämlich, wie es auch Hyrtl that, als eine Ausstülpung der oberen Schlundwand angesehen werden. »Er sagt von Meletta thryssa, dass diese Ausstülpung »unmittelbar über den unteren Schlundknochen beginnt, und sub forma eines weiten und sehr dickwandigen Canals,

[1] Ueber die accessorischen Kiemenorgane der Clupeaceen. Denkschr. der math. naturwiss. Klasse der k. Akad. zu Wien. Bd. X. 1855. Ueber besondere Eigenthümlichkeiten der Kiemen und des Skeletes, und über das epigonale Kiemenorgan von Lutodeira chanos. Ebenda. Bd. XXI. 1862.

anfangs nach vorn, dann nach einwärts und zuletzt nach rückwärts und auswärts läuft, und somit einen schneckenartig gekrümmten Gang darstellt, welcher der Form nach, von der bei Heterotis Ehrenbergii vorkommenden, vielfach gewundenen Kiemenschnecke, nur durch seine einfache Krümmung, und durch die horizontale Lage seiner Ebene differirt«[1].

Das Organ von Clupea wendet sich nur aufwärts und weniges vor- dann etwas medianwärts (vergl. Fig. 12, welche die Ansicht von oben gibt) und vielleicht ist diese geringe Ausbildung, die übrigens nicht unbedeutender ist, als bei manchen andern von Hyrtl Aufgefundenen, die Ursache gewesen, dass derselbe bei einer »Alausa vulgaris aus dem Nil« keine Spur des Organes zu entdecken vermochte. Was das Organ von Alepocephalus betrifft, so ist dasselbe vornehmlich durch den Mangel einer oberen häutigen Umwandung von jenem der Alse verschieden, und trennt sich dadurch auch von jenen andern durch Hyrtl bei Clupeiden bekannt gewordenen Formen, bei denen nur die Schlundwand eine Rolle spielt. Das modificirte Ende des vierten Kiemenbogens, gibt dabei nur eine Stütze für die Seite des Organs ab, und geht nicht direct in das Dach von dessen Hohlraum ein. Dadurch werden die Beziehungen zwischen beiderlei Organen auseinander gerückt und Alepocephalus entfernt sich von den Clupeiden. Würden wir nach verwandteren Einrichtungen uns umsehen, so könnten nach meiner Meinung nur solche in Betracht kommen, bei denen das Organ eine knorpelige Wandung besitzt, die vom vierten Kiemenbogen resp. von dessen oberstem Stücke ausgeht. Ein solches Verhalten bietet die Kiemenschnecke von Heterotis Ehrenbergii. Hyrtl sagt darüber: »die knorpelige Röhre hängt mit dem mittleren und oberen Gelenkstücke des vierten Kiemenbogens zusammen, und scheint eine unmittelbare Fortsetzung desselben zu sein, indem diese sich zu einer Knorpelplatte verlängern, welche durch Einrollung eine Röhre bildet, die jedoch nicht vollkommen geschlossen ist«. Schon daraus erhellt, dass eine andere Einrichtung als bei den Clupeiden vorliegt, aber auch eine solche, die mit Alepocephalus in der Betheiligung des oberen Abschnittes des vierten Kiemenbogens Uebereinstimmung bietet. Es wäre sonach das Organ von Alepocephalus ein Repräsentant eines minder ausgebildeten Zustandes, jenes von Heterotis

[1] Beitrag zur Anatomie von Heterotis Ehrenbergii C. V. Denkschr. der math. naturw. Klasse der k. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. VIII. 1855.

stellte dagegen eine höhere Entwickelung derselben Einrichtung vor. Somit können die »accessorischen Kiemenorgane«, soweit sie die sogenannten Kiemenschnecken herstellen, in zwei parallele Gruppen gesondert werden [1].

a) Das Organ lehnt sich an das verbreiterte Endglied des vierten Kiemenbogens, und wird wesentlich von häutigen Wandungen umschlossen. Clupeiden. Die Anfänge dieser Bildung bieten Kowalia, Clupanodon und andere, denen nach dem oben Dargelegten auch Clupea vulgaris beizuzählen ist. Ausgebildeter ist dasselbe bei Meletta thryssa, Chatoessus chacunda und Lutodeira chanos, bei denen es spiralig eingerollt vorkommt.

b) Das Organ empfängt knorpelige Wandungen vom oberen Gliede des vierten Kiemenbogens. In geringerer Entfaltung besteht das Organ bei Alepocephalus. In mehrfache Spiralwindungen ausgewachsen erscheint es bei Heterotis.

In der höher ausgebildeten Form dieser Organe ist eine respiratorische Bedeutung in bestimmterer Weise erkannt worden, so bei Lutodeira durch Hyrtl aus dem Verhalten des Blutgefässsystems.

Bezüglich des Skeletes des Kiemengerüstes habe ich zuerst des Zungenbeinbogens zu erwähnen. Das erste Gliedstück (Copulare) desselben ist beträchtlich klein, das zweite gegen die Verbindung mit dem dritten sehr verbreitert, und wie das dritte stark abgeplattet. An beiden untersuchten Exemplaren zähle ich sechs Radii branchiostegi. Das Entoglossum ist ein zungenförmiger Knorpel (Fig. 9 *a*, Fig. 10 *e*), der nur an seiner Basis von einer dünnen Knochenlamelle umfasst wird, im Uebrigen nur vom Integumente bedeckt. Die vier daran sich reihenden Copulae werden nach hinten breiter und eine auf den beiden ersten vorhandene mediane Leiste flacht sich auf dem dritten ab, und ist auf dem vierten verschwunden. Die Rachenfläche desselben ist breit und schwach gewölbt. Wie der Zungenbeinbogen zwischen Entoglossum und der 1. Copula sich anfügt, so verbindet sich der 1.—3. Kiemenbogen mit je zwei Copulae. Der vierte Kiemenbogen ist dagegen der Seite der vierten Copula angelagert, welche fast völlig knorpelig ist. Diese setzt sich noch in ein langes Knorpelstück fort, dessen Seite auch der fünfte

[1] Es ist selbstverständlich, dass ich hierbei nicht die mannigfachen übrigen Modificationen der Kiemenbogen wie z. B. bei den Labyrinthobranchien, oder Umbildungen von Abschnitten der Rachenschleimhaut wie bei Saccobranchus etc. in Betracht ziehe; diese Gebilde scheinen den hier aufzuführenden morphologisch ganz fern zu stehen.

Bogen anliegt, hinter welchem der mediane Knorpel unter Bildung eines leichten Vorsprunges frei in die Schlundwand ausläuft (Fig. 9). Der 1.—3. Bogen besteht je aus vier Gliedern, von denen die Copularia immer kürzer werden. Am vierten Bogen fehlt das Copulare, wie gewöhnlich, dagegen ist das ansitzende zweite Stück bedeutend verbreitert, und am freien Ende knorpelig. Der fünfte Bogen wird nur durch Ein Stück vorgestellt, welches an Länge dem ersten Gliede des vorhergehenden gleichkommt. Es besitzt eine etwas vertiefte, am hinteren frei vorstehenden Rande fein gezähnelte Knochenplatte, die einen unteren Schlundknochen repräsentirt, freilich hier nur ein Theil dieses Knochens ist, den sonst das gesammte Rudiment des letzten Bogens bildet. Es ist kein etwa aufgelagertes Stück, sondern hängt mit dem Bogen unmittelbar zusammen, durch eine Ausbreitung der Ossification desselben gebildet. Mit dem oben erwähnten Stachelapparate der letzten Kiemenspalte hat diese Platte keine functionelle Beziehung. Untersucht man die Theile in situ, so findet sich die Platte von den Stacheln ganz gesondert, aus deren Bereiche gelagert.

Die oberen Enden laufen an den drei ersten Bogen in vorwärts gerichtete, ossificirte Spitzen aus. Eine hinter der Spitze beginnende Verbreiterung deckt das vordere Ende des nachfolgenden Bogens. Diese Verbreiterung des Endgliedes ist median gerichtet, und erscheint am dritten Bogen vom Ende rechtwinkelig abgesetzt, eine mediane vierseitige Lamelle vorstellend. Am vierten Bogen ist eine Volumzunahme gegen das Endglied wahrnehmbar. Er geht in letzteres mit einem ansehnlichen Knorpel über. Das Endglied selbst bildet wieder eine medial und vorwärts gerichtete breite Lamelle, welche in den vorderen spitzen Theil allmälig übergeht. An seiner Basis bietet das Endglied einen nach hinten sehenden kurzen Knorpelfortsatz. Dieser trägt eine mit kurzem Stiele beginnende 5 Mm. breite Knorpelplatte (Fig. 11 *a*), die nach hinten und abwärts gekrümmt ist. An den lateralen Rand dieser Platte, den Winkel zwischen ihm und dem Ende des ersten Gliedes des vierten Bogens füllend, lehnt sich das schaufelförmig verbreiterte und plötzlich verdünnte Ende des letzten Kiemenbogens, der, sich mit diesem Ende (Fig. 10 *s*, Fig. 11 *b*) zugleich medianwärts und etwas nach vorn gekrümmt zeigt. Die vom vierten Bogen nach hinten gehende Knorpelplatte deckt den Grund des oben beschriebenen Recessus. Auf sie stützen sich die letzten Stacheln, welche das Ende der Kiemenspalte umziehen. Man könnte diese Platte so, wie sie dem letzten

Bogen aufsitzt, als einen von diesem abgegliederten Theil ansehen, dazu fehlt aber die Berechtigung, indem solche Abgliederungen am letzten Bogen nicht beobachtet sind. Auch stossen die entsprechenden Ränder mit dünnen, zugeschärften Kanten gegen einander, und selbst der ligamentöse Zusammenhang ist mit dem letzten Bogen weniger fest als mit dem erwähnten Stücke des vorhergehenden. Deshalb ist es zukömmlicher zuvor nach einer anderen Deutung zu suchen. Eine solche bietet sich durch die Vergleichung mit dem nächst vorderen, dem dritten Bogen (Fig. 10, 3). Das bezügliche Gliedstück erscheint hier mit einem medianen Fortsatz ausgestattet, und diesem Fortsatze sehe ich die dem vierten Bogen angelenkte Knorpelplatte entsprechend an. Wie das ganze Glied, wenn auch kürzer, doch bedeutend massiver gestaltet ist, als das des dritten Bogens, so ist auch der erwähnte Fortsatz voluminöser, und in seiner Form der zu dem Recessus gewonnenen Beziehung gemäss umgewandelt. Auch die Beweglichkeit kann mit dieser Beziehung in Verbindung gebracht werden.

Dieses Verhalten der letzten Kiemenbogen ist von dem durch Hyrtl bei einer Reihe von Clupeiden beschriebenen in hohem Grade verschieden. Vornehmlich ist es das bedeutende Emportreten und die terminale Verbreiterung des fünften Bogens, wodurch bei Alepocephalus eine auffallende Einrichtung gebildet wird. Dann darf auch die Abgliederung einer Knorpelplatte vom vierten Bogen hier angeführt werden. Bei den eine Kiemenschnecke besitzenden Clupeiden dagegen besteht nur eine Verbreiterung des Endgliedes des vierten Bogens. Ich finde sie auch bei Clupea vulgaris, und zwar in einer Eigenthümlichkeit, deren von Hyrtl bei den anderen nicht gedacht wird. Jenes von einer Oeffnung durchbrochene Endstück (Fig. 13) ist vorn verknöchert, hinten knorpelig und besitzt an seinem Hinterrande einen lateral ziehenden Knorpelanhang (+) aber in unmittelbarem Zusammenhange. Von diesem Knorpel aus erstreckt sich ein Band herab zum Ende des unansehnlichen fünften Bogens. Dadurch scheint es als ob jener Knorpel dem fünften Bogen angehöre, eine terminale Fortsetzung desselben sei. Die Stelle, an der ich den Knorpelanhang finde, ist bei Alausa tyrannus durch einen Vorsprung ausgezeichnet, so dass vielleicht auch hier etwas ähnliches vorkommen mag. Jener Knorpel ist mit seinem Bande in der Begrenzung der letzten Kiemenspalte und stellt somit einen seltenen Fall von der Erhaltung des Rudimentes eines zweiten oder oberen Gliedstückes am fünften Kiemenbogen vor.

Mit diesem Vorkommen steht wohl auch das Vorhandensein der letzten Copula und eines davon ausgehenden, ähnlich wie bei Alepocephalus nach hinten gerichteten Fortsatzes in Zusammenhang. Es zeigt sich darin eine geringere Rückbildung des hintersten Theiles des Kiemenbogenapparates als bei den übrigen Teleostiern, bei denen der Abschluss durch die Ossa pharyngea inferiora, eben die umgestalteten Rudimente des letzten Bogens erfolgt. In ähnlicher Weise ist auch Alepocephalus anzusehen, denn wenn hier auch kein zweites Glied dem letzten Bogenstücke angefügt ist, so ist dieser doch in bedeutender Ausbildung und keineswegs, wie sonst, auf den Boden der Rachenhöhle beschränkt. Durch diese Verhältnisse wird an niedere Zustände erinnert, wie sie bei den Haien und Stören bestehen, deren Kiemenapparat durch eine hintere Fortsetzung der letzten Copula ausgezeichnet ist. Damit will ich nur auf Aehnliches hingewiesen haben, denn eine nähere verwandtschaftliche Beziehung geht daraus nicht hervor, wie schon aus dem ganz verschiedenen Umstande zu ersehen ist, dem die letzte Copula ihre Ausbildung zu verdanken scheint. Aber auch die Art der Ausbildung ist eine verschiedene, und da genüge es auf das massive Verhalten aufmerksam zu machen, welches bei Alepocephalus — auch bei Clupea — an der letzten Copula sich darstellt und welches geeignet erscheint den daran sich stützenden gleichfalls ansehnlichen beiden letzten Bogen ein solides Widerlager zu bieten.

---

Durch Alepocephalus vermehrt sich die Anzahl der Teleostier, in deren Skelet ansehnliche Reste des primordialen Knorpelskeletes sich forterhalten, und es ist sowohl das Cranium wie auch der Apparat der Kiemenbogen, welche durch jene Eigenthümlichkeit ausgezeichnet sind. Im Vergleich mit andern, Aehnliches bietenden Teleostiern, vornehmlich mit Salmo und Esox, ist jedoch bei Alepocephalus der Knorpel reicher vorhanden, betheiligt sich an der Masse der genannten Skeletabschnitte in viel grösserem Maasse als bei jenen, und besitzt überall, wo er von Knochen umlagert wird, in diesen nur eine dünne, schwache Umhüllung, die gerade ausreicht, um dem bezüglichen Abschnitte Stützfähigkeit zu verleihen. Diesen dünnen Knochenplättchen gegenüber erscheinen die Knochen des Hechtes, oder noch mehr jene der Salmonen als mächtige, selbst energischen Einwirkungen Widerstand leistende Bildungen.

Die Erwägung, dass dasselbe knorpelige Cranium, wie es uns hier bei Alepocephalus sehr vollständig erhalten ist, bei Selachiern ohne Knochenbeleg den Schädel vorstellt, dass dieselben knorpeligen Kiemenbogen auch bei diesen vorkommen, diese Erwägung könnte dazu führen, das Maass der Annäherung an die Selachier aus dem Knorpelvolum zu bestimmen, welches im Skelete jener Knochenfische existirt. Dann müsste Alepocephalus die niederste Stufe unter den Teleostiern vorstellen. Diese Consequenz deckt aber schon das Irrige der Voraussetzung auf, und wenn wir die Gesammtorganisation von Alepocephalus in Betracht nehmen, so werden wir von der Unzulänglichkeit des von dem Zustande eines einzigen Organsystems entnommenen, die höhere oder tiefere Stufe bestimmen sollenden Massstabes aufs Unwiderleglichste überzeugt werden. Bei der Frage nach dem Werthe des Knorpelskelets ist nicht blos der Zustand als Knorpel von Bedeutung, sondern ebenso der Befund der Form dieses Skeletes und nicht minder die an ihm befindlichen knöchernen Theile. Bezüglich des Formverhaltes haben wir zwar eine Reihe von Einrichtungen zu ersehen, welche an das Knorpelcranium der Selachier sich anschliessen, so das Gesammtrelief des ganzen hinteren Abschnittes (Occipital- und Labyrinthregion). Auch die Ethmoidalregion bietet nichts fremdes, und in ihrem Rostrum liegt sogar etwas gerade bei Selachiern sehr Ausgeprägtes vor. Aber jene Uebereinstimmungen mit dem Selachiercranium sind gemeinsam mit anderen, ja sogar den meisten Teleostiern, und deshalb wäre es verfehlt sie nur auf den niederen Zustand zu beziehen. Prüfen wir noch weiter, so begegnen wir sogar ganz bemerkenswerthen Differenzen. Von diesen will ich nur den Mangel basalen Knorpels in der Orbitalregion namhaft machen. Das Fehlen dieses Knorpels bezeichnet bei Alepocephalus einen von den Selachiern sich weit entfernenden Zustand, der mit einer bedeutenden, auf das Septum orbitale fortgesetzten Rückbildung sich angebahnt haben muss. Esox und Salmo stehen in dieser Hinsicht tiefer, indem jener Defect des Knorpelcraniums noch nicht eingetreten ist. Wir können also das Knorpelcranium nicht zu einer Annäherung von Alepocephalus an phylogenetisch niedere Zustände verwerthen.

Eine positive Instanz wird uns in den knöchernen Skelettheilen geboten. Die Zahl und Anordnung derselben, auch ihre speciellen Formbefunde sind nicht anders als bei anderen Teleostiern, wie oben im Einzelnen beschrieben ward. Es ist hierin der ganze Teleostiertypus voll und rein ausgeprägt, mit characteristischen Eigen-

thümlichkeiten, wie sie einzelnen Familien zukommen. Aus diesem Allen geht hervor, dass das reiche Maass von Knorpel in phylogenetischer Beziehung nicht verwerthet werden kann. Es wird nur auf die ontogenetische Anlage bezogen werden können, und wird dann als eine Weiterentwicklung dieser Anlage gelten dürfen. Diese Ausbildung des embryonalen Zustandes scheint hier durch die geringere Entfaltung des knöchernen Belegs minder beschränkt als bei Anderen, und so zeigen sich auch hier Knochen- und Knorpelskelet in jenem Nexus, der auch durch die phylogenetische Reihe uns offenbar wird.

Viel bedeutsamer werden uns die bei Alepocephalus bestehenden Verhältnisse des Skeletes für jene Fragen, welche die Osteogenese zum Gegenstande haben. Ich habe diese Puncte, zum Theil gestützt auf eine bei Alepocephalus vorgenommene Untersuchung, schon vor einer Reihe von Jahren besprochen [1] und später sind dieselben in einer unter meiner Leitung ausgeführten Arbeit zum Gegenstande genommen worden [2]). Ohne das dort Niedergelegte in extenso zu wiederholen, ist es doch nöthig auf das Hauptsächlichste zurückzukommen, um daraus die Bedeutung des Zustandes des Craniums von Alepocephalus für jene Fragen klar zu stellen. In der citirten Arbeit bin ich von der Verschiedenheit ausgegangen, welche man für die knöchernen Skelettheile bezüglich ihrer Genese annahm. »Man weiss, dass ein Theil der Knochen anfänglich knorpelig vorgebildet ist, dass diese knorpelige Anlage allmälig verknöchert, und dass schliesslich an die Stelle des Knorpels ein knöchernes Gebilde tritt. Von einem andern Theile der Knochen ist festgestellt, dass sie ohne knorpelige Anlage entstehen, und nur »»durch weiches Gewebe« vorgebildet sind, welches man mit dem Bindegewebe zusammenstellt«. Die erste Abtheilung der Knochen hat man als primordiale oder primäre Knochen unterschieden, da sie aus dem knorpeligen oder Primordialskelete unmittelbar hervorgehen. Die Knochen der zweiten Abtheilung nannte man secundäre, da sie ausserhalb des primordialen Skeletes entstehen und keine unmittelbaren Beziehungen zu ihm besitzen. Man hat sie auch als Deck- oder Belegknochen bezeichnet, da von einem Theile von ihnen nachgewiesen war, dass er auf einer vom knorpeligen Skelet gebildeten Unterlage entsteht.«

---

[1]) Jen. Zeitschr. Bd. III.

[2]) A. Vrolik, Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederländ. Archiv f. Zoolog. Bd. I.

Damit präcisirte ich den Stand unserer damaligen Kenntniss und die darauf sich gründende Auffassungsweise der knöchernen Skelettheile.

Durch eine Reihe von Untersuchungen, deren Ergebnisse ich damals in der Kürze mittheilte, habe ich dargethan, dass ein und derselbe Skelettheil, der in einer höheren Abtheilung der Wirbelthiere aus einer knorpeligen Anlange hervorgeht, d. h. durch Verknöcherung dieses Knorpels, in den unteren Abtheilungen ein ganz anderes Verhalten darbietet. Der Knorpel erhält sich hier in verschiedenem Maasse, im niedersten Zustande vollständig, indem er von einer Knochenschicht scheidenartig umgeben ist. Wenn nun auch in diesem Falle bei oberflächlicher Betrachtung ein knöcherner Skelettheil vorliegt, so ist dieser doch in ganz anderem speciellen Befunde zu treffen, da das nur äusserlich bestehende Knochengewebe den darunter liegenden Knorpel vollkommen unversehrt liess. Dieses Verhalten ergibt sich übrigens auch, wie schon Bruch gezeigt hat, für die ersten Bildungszustände vieler Knochen der höheren Abtheilungen. Auch hier ist es nicht sofort die knorpelige Anlage, welche durch Knochen ersetzt wird, sondern es bildet sich zuerst — an den langen Röhrenknochen — eine dünne Scheide von Knochengewebe, welche den Knorpel umschliesst. Wenn nun das Characteristische des primären Knochens früherer Auffassung in der Ossification der knorpeligen Anlage besteht, so liegt in jenen Fällen, in denen der primordiale Knorpel sich unversehrt erhält, und nichts zur Herstellung des Knochens beiträgt, als dass er ihn, der auf dem Knorpel entstanden ist, ausfüllt, nichts vor, wonach ein solcher Skelettheil mit Bezug auf das genetische Verhalten seines Knochengewebes als primärer Knochen bezeichnet werde. Er ist ein primärer »Skelettheil« aber kein primärer »Knochen«, denn eben das knöcherne an ihm unterscheidet sich bezüglich seiner Entstehung in Nichts von einem andern aus Knochengewebe hervorgegangenen Gebilde, welches gar keine Beziehung zu irgend einer knorpeligen Unterlage erkennen lässt. Dies gründet sich auf die Gleichartigkeit des osteogenetischen Processes in histiologischer Beziehung, damit auch auf das Factum, dass bei der sogenannten Knorpelverknöcherung im älteren Sinne nicht wirklich der Knorpel ossificirt, sondern das Auftreten von Knochengewebe im Innern des Knorpels als »Knochenkern« immer von einer durch die Entstehung der Knorpelcanäle sich aussprechenden Betheiligung des Perichondriums begleitet ist. Ist auch noch nicht über allen Zweifel erhoben, ob die Knochenbildung aus-

schliesslich von dem mit jenen Canälen einwachsenden Gewebe aus erfolgt, so ist doch soviel sicher: dass nämlich das Knorpelgewebe nicht einfach in Knochengewebe sich umwandelt.

In dem vorliegenden Falle von Alepocephalus, der auch bei meiner früheren Behandlung dieses Thieres mir die bedeutendste Anregung gab, ist das Verhalten der als primäre und secundäre Knochen unterschiedenen Skelettheile bis zu einem gewissen Grade gleichfalls noch ein differentes. Die sogenannten secundären Knochen lassen sich von ihrer knorpeligen Unterlage ablösen. So die Parietalia, Frontalia, das Ethmoidale medium, das Parasphenoid und der Vomer. Am Kiefergaumenapparat zeigt das Palatinum, das Ecto- und Entopterygoid diesen Befund. Sie Alle liegen dem primordialen Knorpel nicht unmittelbar auf, sondern es findet sich meist noch eine, oft nur minimale Schicht von Perichondrium dazwischen. Wie die Knochen auch immer streng dem Relief des Knorpels sich angepasst haben, so ist durch jenes Verhalten doch ein gewisser Grad von Fremdartigkeit ausgedrückt. Aber an manchen Stellen ist es mir nicht gelungen auf Querschnittspräparaten Perichondrium wahrzunehmen z. B. am Palatinum, auch am Ethmoidale medium. Auf diesen negativen Umstand Gewicht zu legen verbietet mir der nicht vollkommen für eine derartige Untersuchung günstige Erhaltungszustand des untersuchten Craniums.

Dagegen zeigten die als primäre Knochen aufgefassten Elemente eine unmittelbare Anlagerung, und auf vielen Querschnitten verschiedener Stellen des Craniums fand sich das Knochengewebe in unmittelbarer Lagerung auf dem Knorpel. Ausser dieser Beziehung verdient noch ein anderes Verhalten Beachtung. Diese Knochen umschliessen nämlich den Knorpel, liegen ihm nicht blos auf, sondern greifen auch an der Innenfläche des Craniums auf ihn über. Der Knorpel ist so zwischen zwei Knochenblättern eingeschlossen, oder, für gewisse Knochen, auch noch vollständiger umwachsen. Endlich ist auch der so umknöcherte Knorpel an bestimmten Stellen, und zwar jenen, welche dem Ausgangspunct der Ossification entsprechen bedeutend dünner als an den davon entfernter liegenden Strecken.

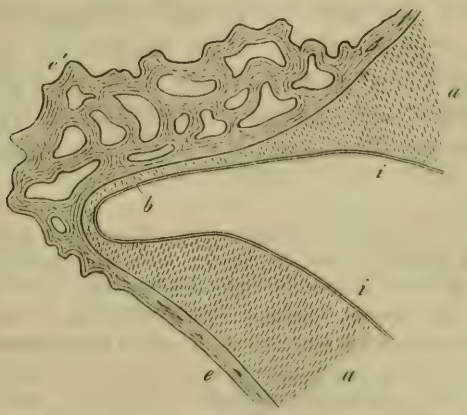
Im Einzelnen betrachtet findet sich hierüber Folgendes vor: Indem ich vom wirbelkörperartig erscheinenden Occipitale basilare absehe, finde ich gleich an den Occipitalia lateralia den geschilderten Befund dargestellt. Die Ossification umgreift hier den seitlichen Rand des Hinterhauptsloches, und ebenso tritt sie in der Circumferenz

des Austrittsloches des N. vagus nach innen. Hier ist sie am stärksten und nimmt von da aus nach der Peripherie des Knochens allmälig ab. Innen umwandet der Knochen einen Theil des Labyrinthes (Strecken vom hinteren und vom äusseren Bogengang). Auch da wo das Knochengewebe am massivsten erscheint findet sich Knorpel von ihm umschlossen. A. Vrolik fand beim Lachse das erste Erscheinen des Knochens an dieser selben Stelle. Aehnlich verhält sich das Petrosum. Auch da ist Knorpel umwachsen, und die Austrittsstelle des Trigeminus und Facialis bietet die Brücke zur Verbindung der inneren und äusseren Knochenlamelle dieses Schädelelementes. Wieder ist beim jungen Lachse dieselbe Stelle der Ausgang der Ossification. Das Basisphenoid ist an seinen beiden oberen Schenkeln mit einer zusammenhängenden Knochenscheide umgeben, die nach unten in die oben (pag. 7) aufgeführte mediane Knochenplatte übergeht. Das Alisphenoid umgreift mit seiner äusseren Lamelle den Vorderrand des Knorpels (vergl. Fig. 4, 5), und tritt zur Innenwand, bis zum Basisphenoid herab. Aehnlich verhält sich das Orbitosphenoid, das mit dem anderseitigen in einer median zum membranösen Septum orbitale herabsteigenden Leiste zusammentritt. Von da aus tritt nach jeder Hälfte eine innere Lamelle. So wird auch hier ein Theil des Knorpelcraniums von zwei Lamellen umfasst. Am Ethmoidale laterale besteht eine vollständige Umwachsung einer Knorpelspange, welche das Durchtrittsloch des N. olfactorius zur Riechgrube lateral abschliesst[1]). In diesen Fällen ist der Knochen ein continuirliches, einheitliches Gebilde. Das Verhalten der betreffenden Theile des Knorpelcraniums macht begreiflich wie hier äussere und innere Theile von einem Knochen vorgestellt werden.

Eine andere Gruppe von Knochen besitzt dieselbe innige Verbindung mit dem Primordialcranium, und tritt gleichfalls mit einer äusseren und inneren Lamelle auf. Es ist das Occipitale superius, das Occipitale externum und das Squamosum, von denen nur das erstere eigentlich zur Begrenzung des Cavum cranii beiträgt, während die beiden anderen Bogengänge umschliessen. An diesen Knochen fehlt jedoch der Zusammenhang der inneren und äusseren

[1]) Beim Lachse ist eine solche Umwachsung nicht der Fall, und die gesammte Umgebung der Durchtrittsöffnung wird vom Knorpel gebildet. Diese sehr auffallende Thatsache stimmt mit einem anderen Verhalten des Ethmoidale laterale, welches den Knorpelpfeiler nicht umwächst aber auch keine oberflächliche Ossification vorstellt, sondern tief in den lateralen Ethmoidalknorpel eindringt.

Lamelle. Die am Rande des Foramen magnum für das Occipitale superius bestehende Gelegenheit für einen solchen Zusammenhang wird hier nicht benutzbar, da die Occipitale lateralia über jenem median nahe aneinander treten, und das Occipitale superius dadurch weit von jenem Loche empor drängen (Fig. 2). Wie der in Fig. 5 gegebene Medianschnitt des Cranium zeigt, erstreckt sich der Knorpel vom Schädeldache continuirlich nach hinten herab. In der Mitte, da wo sich die Crista erhebt, ist der Knorpel bedeutend verdünnt. Beim Lachse hat Vrolik gezeigt, dass die Ossification anfänglich eine rein äusserliche, oberflächliche ist. Wie kommt es nun hier zu einer mit der äusseren einen grossen Abschnitt des Knorpelcraniums umfassenden innern Lamelle? Zu dieser Frage gelangen wir auch durch die Untersuchung der anderen vorerwähnten Knochen. Ein ähnliches Verhalten bietet das Occipitale externum. Sein Vor-




sprung bildet einen massiveren Theil, der nach der Peripherie zu sich bedeutend verdünnt. Ein Zusammenhang der äusseren Knochenlamelle (*e*) mit einer sehr dünnen inneren (*i*) ist auch hier nicht nachweisbar gewesen, wie die Zerlegung des bezüglichen Abschnittes in eine Serie dünner Schnitte lehrte. Wie die vorstehende Figur aufweist, ist der Knorpel auf einer Strecke ganz beträchtlich dünn (*b*, *b*), genau der Stelle entsprechend, an welcher die oberflächliche Knochenlamelle ihre vorerwähnte Verdickung (*c'*) besitzt. In der dünnen Strecke sind die Knorpelzellen nur spärlich. Dagegen zeigt sich eine feine, von aussen nach innen gehende Streifung der Intercellularsubstanz. Die innere Lamelle bildet die Wand für eine Strecke des hinteren Bogenganges. Endlich ist noch des Squa-

mosum (Pteroticum Parker's) [1] zu gedenken. Es besitzt gleichfalls unter seiner massivsten, den seitlichen Vorsprung bildenden Stelle eine ganz dünne Knorpellamelle und eine dünne Knochenlamelle kleidet den Raum für den Scheitel des äusseren Bogenganges aus.

Für diese drei Knochen ist das Gemeinsame, dass sie den Knorpel mit einer äusseren Lamelle wie mit einer inneren viel dünneren bedecken, ferner dass der von beiden Lamellen umschlossene Knorpel gegen die Mitte jener Knochenlamellen zu sich ausserordentlich verdünnt, ohne dass jedoch ein directer Zusammenhang beider Lamellen bestände.

Durch dieses Vorkommen einer Knochengewebsbildung im Innern des Craniums unterscheiden sich die vorerwähnten Knochen sehr wesentlich vom Postfrontale, dem Sphenoticum Parker's. Auch dieser Knochen ist sehr innig mit dem Primordialcranium in Zusammenhang, kann nicht ohne Verletzung des letzteren abgetrennt werden, und ist damit von den zuerst aufgeführten Belegknochen, dem Frontale, Parietale etc. verschieden. Aber dennoch ist weder eine, bis ins Cavum cranii reichende Fortsetzung, noch eine mit der äusseren zusammenhangslose, selbständige, innere Lamelle vorhanden, vielmehr kommt an der entsprechenden Stelle nur Knorpel zum Vor-

---

[1] Aus dem verschiedenen Verhalten des Squamosum der Fische zum Primordialcranium im Vergleiche mit jenem der höheren Vertebraten, geht gewiss eine Berechtigung hervor, es auch mit besonderem Namen zu bezeichnen, allein ich glaube, dass aus jenem Verhalten noch nicht mit Nothwendigkeit folge, dass keine Homologie bestehe. Denn da das Squamosum ursprünglich ein knöcherner Beleg des Knorpels auch bei den Teleostiern ist, und erst später bei diesen einen sogenannten »primären« Knochen vorstellt, so geht daraus noch nicht mit genügender Sicherheit hervor, dass es auch z. B. bei den Säugethieren jene Eigenschaft bewahrt haben müsse, oder mit anderen Worten: dass ein Knochen, der jene Eigenschaft nicht besitze, auch nicht dem Squamosum der Teleostier verglichen werden dürfe. Das wird zugegeben werden müssen, dass die Causalmomente, welche bei den Teleostiern das Squamosum zu einem »primären« Knochen gestalten, nicht fortzuwirken brauchen, so dass er bei ihrem Aufhören wieder in dem ursprünglicheren Zustande auftritt. Die in der von der Haut gelieferten knöchernen Schädeldecke der Störe liegenden Occipitalplatten, welche ein Occipitale sup. und Occipitalia externa vorstellen, sind noch ohne directe Beziehung zum Cranium. Als blos dem Cranium aufliegende Plättchen hat sie Vrolik beim jungen Lachse kennen gelehrt. Diese Knochen wären dann auch noch keine Occipitalia, weil ihnen die innigere Verbindung mit dem Knorpel abgeht. Für diese Fälle ist es eben nöthig den Begriff der Homologie etwas laxer zu fassen, indem man auch eine »incomplete Homologie« zulässt, durch die dem Flusse der Erscheinungen Rechnung getragen und ein starrer Schematismus vermieden wird.

schein. Dieser bildet eine breite, das Petrosum und Occipitale laterale vom Occipitale superius trennende Zone, deren Masse auch in die Begrenzung des äusseren Bogenganges eingeht.

Das Verhalten der Knochen am Cranium von Alepocephalus ist sonach ein mehrfach verschiedenes. Wir treffen 1) lose anliegende, durch eine Perichondriumschicht vom Knorpel getrennte Knochen (Frontale, Parasphenoid etc.). 2) Einen Knochen, der dem Primordialcranium innig angefügt ist, ohne jene Zwischenschicht (Postfrontale). 3) Knochen, welche an persistenten Oeffnungen des Primordialcraniums dasselbe umwachsen, und damit aus äusseren und inneren Knochenlamellen bestehen, die an jenen Löchern zusammentreten (Occipitale laterale, Petrosum, Ethmoidale laterale). Endlich 4) Knochen, die an verdünnten Stellen des Primordialcraniums lagernd, auch eine nach innen sich ausbreitende Lamelle besitzen, die des Zusammenhanges mit der äusseren entbehrt (Occipitale superius, externum und Squamosum). Wenn wir auch die zweite Abtheilung mit der ersten vereinigen könnten, so bleiben doch die beiden letzten von einander getrennt. Das Gemeinsame, das sie besitzen, dass sie nämlich Knochen vorstellen, die aus einer oberflächlichen und einer inneren, das Cavum cranii begrenzenden Lamelle bestehen, dies Gemeinsame erscheint doch wieder als etwas Verschiedenes, weil es auf verschiedenem Wege erreicht wurde. In dem einen Fall haben wir präexistirende Oeffnungen, Durchtrittsstellen von Nerven, oder pfeilerartige Knorpelvorsprünge (wie am Basisphenoid und Ethmoidale laterale). Es ist das Relief des Primordialcraniums, welches hier die Bedingung dafür abgibt, dass ein Theil der letzteren von Knochengewebe umwachsen werden kann, und dann sammt dem nunmehr eingeschlossenen Knorpel ein knöchernes Schädelelement, einen Knochen des Craniums vorstellt.

Ganz anders verhält es sich mit den Occipitalia externa, dem Occipitale superius und dem Squamosum. Hier ist keine Oeffnung im Primordialcranium vorhanden. Es besteht in der Sculptur des Primordialcraniums durchaus keine directe Gelegenheit zu einem Eindringen des Knochens, oder zu einem Umwachsenwerden des Knorpels. Wir müssen daher nach anderen Momenten suchen, welche das eigenthümliche Verhalten dieser Knochen aufklären könnten. Vielleicht führt hierzu schon der Weg, auf dem wir einen Einblick in das Zustandekommen der bedeutenden Verdünnung von Strecken des Primordialcraniums erhalten, also einer Veränderung des Primordialcraniums, die gegen die benachbarten Strecken auffallen muss.

Auf jenen Weg leitet die functionelle Bedeutung der Vorsprünge, welche jene Knochen bilden. An die Crista occipitalis heftet sich das, die Dornfortsätze der Wirbel verbindende Band. Auch Muskeln stehen damit in Zusammenhang. Den Vorsprüngen des Occipitale externum wie des Squamosum sind gleichfalls mächtige Sehnen inserirt. Diese Vorsprünge und Leisten stellen bei allen Teleostiern wichtige Apophysen vor. Wie am Cranium der Selachier die nämlichen Vorsprünge durch die daran befestigten, da inserirten Sehnen erklärbar sind, so müssen ähnlich auch diese Vorsprünge zu deuten sein. Was zuerst am Knorpelcranium schon bestand, das empfängt mit dem Auftreten von Knochen seine Ausbildung an diesen. Die Insertionsstellen von Muskeln sind bekanntlich auch sonst von grösster Bedeutung für das Relief der Skelettheile, und der Zusammenhang der Muskulatur mit dem Skelete ist unbestritten von grösstem Werthe für die mannigfachen Umgestaltungen, welche das Körpergerüst eingeht. Dasselbe mechanische Moment, welches wir als Aeusserung der Zugwirkung in der Bildung von Leisten, Dornen und anderen Fortsatzbildungen an den verschiedensten Knochen der Wirbelthiere anerkennen, wird auch an jenen Knochen des Teleostierkopfes zur Erzeugung der Vorsprünge wirksam gelten müssen. Daraus wird begreiflich, dass ein an der Oberfläche des Primordialcraniums angelegtes Knochenstück, dessen phylogenetische Verhältnisse wir hier unberührt lassen können, auf seiner Verbindungsfläche mit Sehnen mächtiger Muskeln, oder mit einem stützenden Bande in einen Vorsprung auswächst. Dadurch wird nicht nur die Verbindungsstelle mit der Sehne vergrössert, sondern es wird auch die Insertion der letzteren zu einer festeren, denn die Knochenbildung findet in die Sehne selbst statt[1].

---

[1] Es darf als eine wohl motivirte Frage gelten ob das Opisthoticum, welches Parker vom Lachs beschrieben hat, und welches später mit dem Squamosum verschmilzt, seine Entstehung nicht jener Insertion von Bändern und Sehnen verdanke. Es repräsentirt am Squamosum einen in einen starken Fortsatz auslaufenden hintern Abschnitt. Bei Alepocephalus finde ich keine Spur eines solchen Knochens. — Hier sei eine Bemerkung über die Knochen von Alepocephalus eingeschaltet. Die Knochen dieses Fisches führen, wie schon durch Kölliker bekannt ist, Knochenzellen (Verhandl. der Würz. phys. med. Ges. Bd. IX . An den stärkeren Theilen der Knochen erheben sich fast überall Leistchen, deren Anordnung meist eine radiäre ist. Sie strahlen von einem Mittelpuncte nach der Peripherie der Knochen aus, und sind durch gröbere oder feinere, schräg oder quer verlaufende Leistchen untereinander verbunden. Dadurch gewinnen diese Stellen der Knochenoberfläche eine netzför-

Wir haben somit hier ein mechanisches Causalmoment für die mächtigere Entfaltung eines oberflächlich am Cranium aufgetretenen Knochens nachgewiesen. Daraus wird dann die geringere Dicke des Knorpels an jener Stelle abzuleiten sein. In dem Maasse als die Ossificationen der Oberfläche an Stärke gewinnen, mindert sich der functionelle Werth des darunter befindlichen Knorpelcraniums, so dass an diesen Stellen eine geringere Weiterentwicklung, ein Stehenbleiben, oder sogar eine Rückbildung des Knorpels Folge sein wird. Ein solcher Vorgang hat seine Analogie in vielen anderen Fällen, wo die Function des Knorpels allmälig von knöchernen Theilen übernommen wird. Beim Hechte besitzt das Occipitale superius eine relativ geringe Stärke, dagegen ist der darunter befindliche Knorpel auch im ausgebildeten Cranium von ansehnlichem Volum. Umgekehrt verhält es sich beim Lachs. Das sehr frühzeitig massiv auftretende Occipitale superius hat hier nur eine dünne knorpelige Unterlage, und entfaltet sich zu einem mächtigen, nach innen vordringenden Knochen. Die weit verbreitete von einer solideren Ausbildung der Frontalia etc. begleitete Rückbildung des knorpeligen Schädeldaches darf wohl ebenfalls in diese Reihe von Erscheinungen gestellt werden. Damit ist aber noch kein Grund für die Existenz der inneren Lamelle jener Knochen gegeben, vielmehr ist diese noch ein vollständiges Problem, welches bei Alepocephalus nicht gelöst werden kann. Man wird jene Lamelle einfach gegeben nehmen, und die daran sich knüpfenden Fragen noch nicht zur Beantwortung reif halten. Vielleicht füllt sich diese Lücke unserer Erkenntniss durch die Untersuchung anderer Objecte: in welcher Weise, kann zwar jetzt schon vermuthet werden, ich vermeide aber die Aufstellung solcher Vermuthungen und möchte den Thatsachen ihr volles Recht lassen. Dabei gebe ich zugleich die Meinung auf, welche ich früher bezüglich dieser inneren Lamellen hegte, und halte dieselbe nach meiner gegenwärtigen Kenntniss dieser Verhältnisse für nicht begründbar.

---

mige Beschaffenheit. Die ganze Einrichtung zielt ab auf eine möglichst grosse Widerstandsfähigkeit bei möglichst geringem Aufwande von Material. An anscheinend glatten Knochen ist dieses Verhalten meist noch recht deutlich bei mikroskopischer Betrachtung wahrnehmbar. Uebrigens finden sich ähnliche Verhältnisse, oft sogar in kolossaler Entfaltung bei vielen anderen Fischen, und lassen bei grosser Leichtigkeit des Skeletes — besonders im Falle der Füllung der Räume jenes Fachwerks mit Fettgewebe, — doch eine bedeutende Festigkeit desselben entstehen.

Wie immer auch das bedingende Moment für die Entstehung innerer, den zuerst auftretenden oberflächlichen in Ausdehnung genau entsprechenden Knochenlamellen uns noch unbekannt ist, so ist das Factum doch nichts weniger als unbedeutsam. Denn es kann der Zusammenhang dieser Erscheinung mit jener ähnlichen, bei der die Knochenlamellen an Oeffnungen des Knorpelcraniums in continuirlicher Verbindung stehen, schon deshalb nicht gut in Abrede gestellt werden, weil einmal der umschlossene Knorpel das gleiche Verhalten darbietet, und zweitens, weil bei den auf höherer Stufe der Osteogenese stehenden Cranien anderer Teleostier dieselben Knochen wiederum mit einander übereinkommen. Der bei Alepocephalus von Knochenlamellen umfasste Knorpel ist hier verschwunden: der Knochen umschliesst keinen Knorpel mehr.

Die also in einer gewissen Kategorie von Knochen stattfindende Umschliessung des Knorpels modificirt den functionellen Werth des letzteren Gewebes in höherem Maasse, als bei der einseitigen Ueberlagerung. Andrerseits aber tritt der Knorpel in jenem Falle in engere Beziehung zu den Knochenlamellen, die ihn umschlossen haben. Er gibt nicht nur eine Unterlage für letztere ab, füllt den Raum zwischen ihnen, sondern wächst auch gleichmässig mit den an der Peripherie sich vergrössernden Knochenlamellen. In der Anordnung der Knorpelzellen gibt sich dieses Verhalten deutlich zu erkennen. Die an der Oberfläche zum Vorschein kommenden Knorpeltheile zwischen jenen Knochen geben gleichfalls einen Ausdruck für den genannten Vorgang. Man kann so sagen, dass der von Knochen umwachsene Theil des Primordialcraniums nicht blos anatomisch, durch das Umschlossensein, sondern auch physiologisch einem bestimmten Knochen angehört, mit den zugehörigen Knochenlamellen zusammen eine functionelle Einheit vorstellt. Ein Blick auf die einfachen Anfänge, in denen ein Knochenplättchen sich dem Primordialcranium aufgelagert hat (wie mehrfach citirt), zeigt im Vergleiche mit dem Befunde von Alepocephalus eine lange Strecke des von letzterem zurückgelegten Weges, auf welchem es allmälig zu einer Zerlegung des Primordialcraniums in eine Summe von osteologischen Einheiten gekommen ist. Von da aus ergibt sich noch eine Fortsetzung jenes Weges in der begonnenen Richtung. Der Knochen conservirt seinen Knorpel nicht mehr, derselbe wird zerstört, und wir finden dann Knochengewebe an seiner Stelle. Statt des Knorpels und der ihn umschliessenden Knochenplatten ist ein mehr oder minder compacter Knochen vorhanden. An denjenigen Stellen

aber erhält sich noch Knorpel des Primordialcraniums fort, wo er noch physiologisch von Bedeutung ist, zum Wachsthum der knöchernen Theile verwendbar: zwischen den Knochen. Das Cranium von Salmo zeigt diese Verhältnisse, an welche sich jene bei Esox anreihen, sowie an diese wieder Alepocephalus sich schliesst. Indem wir so als endlichen Ausgang der am Primordialcranium auftretenden Umschliessung des Knorpels durch Knochen die Zerstörung des Knorpels und den Aufbau compacter knöcherner Skelettheile erkennen, wird es erlaubt sein in dieser Umschliessung eine Bedingung für jene Veränderung zu erkennen. Ein Knorpelabschnitt gelangt in eine knöcherne Umhüllung, theilt mit dieser gleiches Schicksal, und wird endlich vom umschliessenden Gewebe zerstört. Man könnte es einen Kampf ums Dasein nennen, in welchem das niedere Gewebe vom höheren überwunden, und entweder in die Dienste des letzteren gestellt, oder vernichtet wird.

Die von mir, jetzt wie schon früher, hervorgehobenen Thatsachen, für welche durch Vrolik eine Reihe weiterer Belege beigebracht wurde, ergaben, dass der Beginn der Knochenbildung am Primordialcranium ein oberflächlicher ist. Die damit noch nicht ausgeprägte Beziehung der sogenannten primären Knochen zum Knorpel veranlasste mich zur Negirung einer ursprünglichen Verschiedenheit der primären und secundären Knochen. Man müsse sogar, wenn man diese Bezeichnungen aufrecht erhalten wolle, die secundären als primäre bezeichnen, da das erste Auftreten eines knöchernen Skelettheiles den Knorpel stets unverändert lässt. Diese Auffassungsweise war gegen die früher herrschende histologische Trennung der Knochen in »Bindegewebs- und Knorpelknochen« gerichtet. Erstere waren die secundären, erst hinzutretenden, indess die Knorpelknochen weil im primitiven oder Knorpelskelet bereits vorgebildet, die ursprünglicheren Skelettheile vorstellten. Ein allgemeiner Begriff, der eines »Skelettheiles«, war hierbei mit einem speciellen, dem eines knöchernen Skelettheiles, eines »Knochens«, verwechselt worden. Die früher angenommene fundamentale Verschiedenheit zwischen beiden Arten der Knochen ward aber nach der histologischen Seite vollständig verwischt, nachdem auch die Ontogenese der sogenannten primären Knochen im perichondralen Gewebe nachgewiesen war, bei vielen Skelettheilen sogar derart, dass der von Knochengewebe umschlossene Knorpel sich vollständig forterhält.

Gegen diese Auffassung trat O. Hertwig auf. In seiner aus-

gezeichneten Abhandlung über »das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletes der Mundhöhle«[1], bestreitet er die Richtigkeit meiner Beweisführung, und glaubt »gegen die Annahme eines derartigen Substitutionsprocesses des Knorpels durch Schleimhaut- und Integumentossificationen« eine Anzahl gewichtiger Gründe geltend machen« zu können. Meine Polemik war gegen die damals noch herrschende strenge Scheidung von Deckknochen des Knorpels (Bindegewebsknochen) und Knorpelknochen gerichtet, und unter ersteren waren natürlich auch die knöchernen Integumentgebilde mit inbegriffen, insofern sie nicht aus Knorpel entstanden. In dem Nachweis, dass perichondrale Ossificationen auch den primären Knochen zu Grunde liegen, schien mir doch ein Fortschritt angebahnt. Das phylogenetische Moment blieb dabei unberührt. Müsste ich sonach jene Bestreitung der Richtigkeit meiner Auffassung als auf einem Missverständnisse beruhend ansehen, so glaube ich doch jene Voraussetzung des Verfassers annehmen zu können, und will nur auf einige Thatsachen aufmerksam machen, welche der Aufrichtung jener scharfen Grenze, die noch von O. Hertwig behauptet wird, entgegenstehen. Das Squamosum der Teleostier ist in seinem ersten Auftreten von anderen Deckknochen des Schädels nicht verschieden. Dass es den Integumentknochen angehört zeigt sich bei Esox durch den Schleimcanal der sehr frühzeitig in es eingebettet erscheint (vergl. Vrolik). Es wird kaum Jemand einen Knochen der so mit dem Integumente innig verbunden ist, für etwas anderes als einen Integumentknochen halten können. Und doch wird aus diesem »secundären« Knochen ein »primärer«, indem er sich mit dem Knorpel enge verbindet, in den Knorpel einwächst. Beim Stör ist das Squamosum mit den übrigen Hautknochen vollkommen gleichartig, und ebenso indifferent verhalten sich hier die Occipitalia externa und das Occipitale superius, die bei den Teleostiern zwar gleichfalls oberflächlich, auf dem Knorpel, erscheinen, aber aus diesem Zustande in den »primären« Knochen übergehen. Welche bedeutende Lageveränderungen für Integumentknochen eintreten können, erhellt z. B. aus dem Verhalten der Frontalia, deren Homologie nicht angezweifelt wird, so wenig wie ihre Phylogenese aus Integumentbildungen. Sie liegen in einem Falle unmittelbar an der Oberfläche des Integumentes, in einem anderen sind sie in eine tiefe Schicht

[1] Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XI. Supplement. pag. 194.

derselben gebettet, von dicker weicher Haut überzogen, und endlich in einem dritten sind in diesem Ueberzuge neue Skeletbildungen des Integumentes, Schuppen, aufgetreten. Bei der exclusiven Betrachtung dieser Fälle würde man kaum darauf kommen die unterliegenden Knochen für Derivate des Hautskeletes zu halten, und doch ist es so!

Trennenden Gewebsschichten kann wohl für den einzelnen Fall einige Bedeutung zukommen, insofern dann ein »secundärer Knochen« weniger innig dem Knorpel auflagert, und leicht ablösbar wird. Aber eine durchgreifende Bedeutung geht ihnen ebenso ab, wie etwa den auf den Knochen liegenden Gewebsschichten. Wieder ist es der Deckknochencomplex des Störcraniums, auf den ich hinweisen muss. Es wird heutzutage wohl Niemand diese Knochen für ein blosses »Naturspiel« halten, welches uns die Knochen des Schädeldaches der Teleostier in präciser Anordnung vertäuschte. Und doch liegen hier, durch eine Gewebsschicht vom Knorpelcranium getrennt, Parietalia und Frontalia, Postfrontalia und Squamosum, Occipitalia externa und Occipitale superius in schönster Ordnung bei einander, und auch genau in derselben Lage zu den darunter befindlichen Theilen des Primordialcraniums. Alle noch Hautknochen, von denen ein guter Theil bei den Teleostiern engere Beziehungen zum Primordialcranium gewonnen hat vergl. Huxley[1]. Kann man demnach jene Knochen nicht mehr nach jenen früher aufgestellten Kategorien scheiden, so scheint mir auch die Bezeichnung jener Kategorien nach dem heutigen Standpuncte unserer Kenntnisse vom Skelet verfehlt. Jene »primären Knochen« sind keine Bildungen primärer Art. Ursprünglicher und damit primär sind die Skeletgebilde des Integumentes und die davon abstammenden Deckknochen, die Knochen des Mundskelets, für welche O. Hertwig in so überzeugender Weise die Entstehung aus Zahngebilden nachgewiesen hat, und Andere mehr. Will man aber meinen, dass, weil der Knorpel etwas ursprünglicheres sei, die ihn in Mitleidenschaft ziehenden Ossificationen eine grössere Bedeutung besässen, und primäre Skelettheile bildeten, so hat man nicht zu vergessen, dass jener »Skelettheil« erst durch den am Knorpel auftretenden Knochen unterscheidbar wird, erst damit existirt, denn am Primordialcranium ist eben kein einziger jener Theile gesondert vorhanden, es ist ein Ganzes, an dem erst mit der Ossification die Sonderung beginnt. Das Irrige der Vorstellung, dass ein Occipi-

[1] Anatomy of vertebrated animals. Fig. 40.

tale laterale oder ein Alisphenoid ein eben solches Knocheninduviduum sei wie Humerus oder Tibia, hat dazu geführt, auch am Primordialcranium discrete Territorien als die knorpeligen Vorbildungen der späteren Knochen anzusehen. So spricht man in manchen Fällen z. B. von einem knorpeligen Occipitale superius, während ein solcher Skelettheil, indem er als Knochen nicht besteht, auch nicht unterscheidbar ist. Auch für diese Auffassung war die Vorstellung massgebend, dass die Knorpelverknöcherung den Knochen schaffe, dass ein Knochenkern im Knorpel das erste Erscheinen des Knochens bilde, und daraus erwächst mir ein neuer Grund die erste Entstehung jener Knochen durch äussere, oberflächliche Ossificationen für eine recht wichtige Thatsache zu halten.

Durch die erwähnten Untersuchungen O. Hertwig's, welche unsere Erkenntniss bezüglich zahlreicher Knochen des Kopfskeletes um Bedeutendes gefördert haben, wird der Gegensatz zwischen zwei Knochenkategorien scheinbar fixirt. Dass diese nicht mit den beiden alten zusammenfallen, glaube ich oben gezeigt zu haben. Aber wir haben immerhin zwischen Knochen zu unterscheiden, welche aus dem Hautskelet hervorgehen, und solchen, für welche das nicht erwiesen ist. Die ersteren will ich als dermatogene, die letzteren als autogene Knochen bezeichnen. Ich denke, dass schon in der Negation, auf welcher der Begriff dieser einen Gruppe sich aufbaut, die Aufforderung zu einer vorsichtigen Behandlung liegt. Denn wenn wir auch für's erste nicht erkennen worin jene an der Seitenwand des Craniums entstehenden Knochen ihren Ursprung besitzen, so wenig uns ein solcher für das Occipitale basilare oder die Wirbelkörper bekannt ist, so ist deshalb doch nicht ausgeschlossen, dass auch für diese Autochthonen noch eine Urheimath gefunden werde. Dass wir sie jetzt noch nicht nachweisen können, spricht eben nur für das Unzureichende unserer gegenwärtigen Erfahrung.

Heidelberg, Januar 1878.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel I u. II.

Alle Figuren sind in natürlicher Grösse dargestellt.

Für alle Figuren gültige Bezeichnung der Knochen des Kopfskelets.

| | | | |
|---|---|---|---|
| *ob* | Occipitale basilare. | *an* | Adnasale. |
| *ol* | Occipitale laterale. | *q* | Quadratum. |
| *os* | Occipitale superius. | *mp* | Metapterygoid. |
| *oe* | Occipitale externum. | *ecp* | Ectopterygoid. |
| *pe* | Petrosum. | *ep* | Entopterygoid. |
| *bs* | Basisphenoid | *pal* | Palatinum. |
| *as* | Alisphenoid. | *px* | Praemaxillare. |
| *os* | Orbitosphenoid. | *mx* | Maxillare. |
| *ps* | Parasphenoid. | *smx* | Erstes Supramaxillare. |
| *pf* | Postfrontale. | *smx'* | Zweites Supramaxillare |
| *sq* | Squamosum. | *Ar* | Articulare. |
| *el* | Ethmoidale laterale. | *D* | Dentale. |
| *em* | Ethmoidale medium. | *Op* | Operculum. |
| *fr* | Frontale. | *Pp* | Praeoperculum. |
| *pa* | Parietale. | *Sp* | Suboperculum. |
| *n* | Nasale. | *Ip* | Interoperculum. |

---

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Alepocephalus rostratus, nach Entfernung der Infraorbitalia.

Fig. 2. Hintere Ansicht des Craniums.

Fig. 3. Obere Ansicht des Craniums.

Fig. 4. Seitliche Ansicht des hinteren Abschnittes des Craniums.

Fig. 5. Medianschnitt des Craniums.

*om* Augenmuskelcanal.

*r* Rostrum.

*c*, *c'*, *c''*, *c'''* Austrittsstellen der Bogengänge des Labyrinthes.

Fig. 6. Palatoquadratknorpel mit den Ossificationen.

$\pi$ Vorderer Theil des Knorpels nach Ablösung des Palatinums.

$\varrho$ Hinteres Ende des Knorpels.

$\varrho'$ Medialer Fortsatz des Metapterygoid.

*q* Quadratum.

Fig. 7. Rechtes Hyomandibulare.
- *c* Gelenkfortsatz zum Cranium.
- *o* Opercularfortsatz.
- *s* Symplecticalfortsatz.

Fig. 8. Seitliche Ansicht des Kopfes mit den Infraorbitalien $a-g$ und den Supramaxillarien.

Fig. 9. Kieferbogenapparat von oben her geöffnet. Die linke obere Hälfte etwas zurückgeschlagen.
- *a* Os entoglossum.
- *b* Zungenbeinbogen.
- *c* Knochenplatte am letzten Kiemenbogen.
- *d* Ossa pharyngea superiora.
- *e* »Kiemenorgan«, mit den daraus vorstehenden Zähnchen.

Fig. 10. Kiemenbogenskelet von oben, mit Weglassung des grössten Theiles der rechten Hälfte.
- *e* Os entoglossum.
- *1—5* Erster bis fünfter Kiemenbogen.
- *a, b, c, d* Glieder der Kiemenbogen.
- *a'* Verbreiterung des dritten Gliedes des dritten Bogens.
- *d'* Abgegliederte Platte desselben Stückes des vierten Bogens.
- *C, C', C'', C'''* Copulae.
- *p* Hinterer Fortsatz der letzten Copula.

Fig. 11. Die Enden der beiden letzten Kiemenbogen in seitlicher Ansicht, etwas vergrössert.

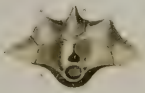
Bezeichnung wie in voriger Figur.

Fig. 12. Das hintere Ende der oberen Wand der Schlundhöhle von Alosa vulgaris.
- *P* Schlundwand.
- *s* Dach des »Kiemenorgans«.
- *x* Kiemenbogenknorpel.

Seitlich sind die Kiemen des vierten Bogens bemerkbar. Rechterseits ist der vierte Bogen etwas vom fünften abgezogen, so dass die letzte Kiemenspalte eine kleine Strecke weit sichtbar ist.

Fig. 13. Hinteres Ende des Kiemenskelets von Alosa vulgaris, linke Hälfte, von oben gesehen.
- *3, 4, 5* Kiemenbogen.
- *d* Verbreitertes oberes Stück des vierten Bogens von einer Oeffnung durchsetzt.
- *x* Rudiment eines oberen Stückes des fünften Bogens.
- *p* Fortsatz der letzten Copula.

Fig. 14. Ethmoidale medium Supraethmoidale von Alepocephalus.



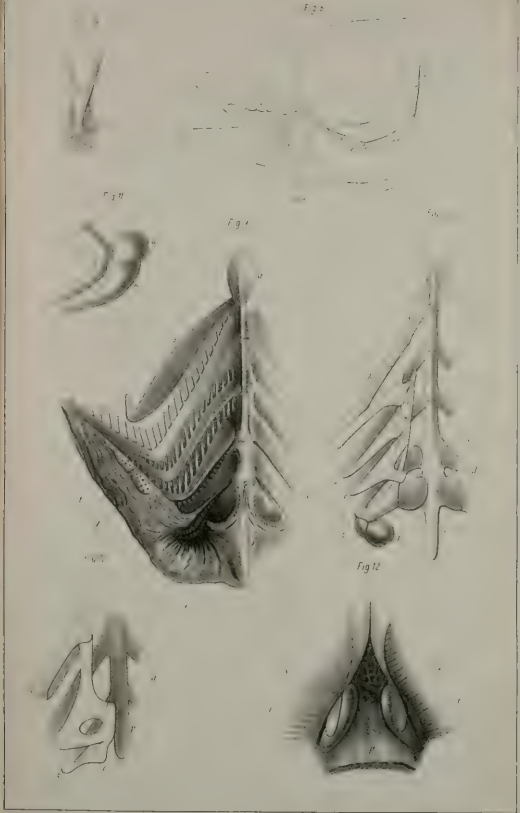


Fig. 12

# Die fossilen Wirbel.

## Morphologische Studien.

Von

**C. Hasse.**

*(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)*

## Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der Gattung Selache.

Mit Tafel III u. IV.

Die Gattung Selache hat stets das lebhafteste Interesse der Zoologen erweckt, einmal wegen der relativen Seltenheit dieses Haies und vor Allem wegen der Besonderheiten seines Körperbaues, Besonderheiten, die ihm innerhalb der Familie Lamna eine eigene Stellung anweisen.

In der schönen Arbeit von Pavesi[1]) ist die Literatur auf das Sorgfältigste gesammelt und ausführliche Angaben und bildliche Darstellungen eines bei Lerici im Golfe von Spezzia gefangenen Thieres ergänzen und erweitern die Beobachtungen früherer Forscher. Ich verweise mit Bezug auf das Geschichtliche auf die Arbeit dieses vortrefflichen italienischen Zoologen. Derselbe unterscheidet ausser Selache maxima noch Selache rostrata, scheint aber in der neuesten Zeit, wie ich einer gütigen brieflichen Mittheilung entnehme, geneigt zu sein letztere Gattung aufzugeben und dieselbe als eine Jugendform der maxima zu betrachten.

Ein besonderes Interesse gewinnt Selache ferner dadurch, dass es dem berühmten belgischen Forscher van Beneden[2]) in Löwen

[1] Contribuzione alla storia naturale del genere Selache. Genova 1874.

[2] Un mot sur le Selache (Hannover) aurata du crag d'Anvers. Bulletin de l'academie royale de Belgique 1876.

gelang, die Anhänge des männlichen Geschlechtsapparates und die Kiemenstrahlen (fanons branchiaux) derselben im Pliocän von Antwerpen und somit die Existenz des Thieres in früheren Erdperioden nachzuweisen.

Dieser Umstand erweckte in mir die gegründete Hoffnung, dass das reiche Material der brüsseler Sammlung, welches mir durch die Güte des Directors Herrn Dupont in vollem Umfange zur Verfügung stand, noch weitere Ueberreste dieses fossilen Lamniden berge und darin bin ich auch keineswegs getäuscht worden. Die Untersuchung der fossilen Haifischüberreste gab mir sogar Resultate, die, wie ich glaube, auf die Stammesgeschichte dieser merkwürdigen Gattung einiges Licht zu werfen im Stande sind. Ich glaube folgenden Nachweis liefern zu können!

Die Gattung Selache hat sich aus der Gattung Carcharodon entwickelt und diese Entwickelung fand in der tertiären Epoche statt und war vielleicht erst mit dem Pliocän vollendet.

Diese Ueberzeugung habe ich an der Hand der Untersuchung der fossilen Wirbel des Musée royal d'histoire naturelle und der Wirbel der lebenden Selache gewonnen. Ich hatte das Glück letztere in vollkommen ausreichender Weise untersuchen zu können. In der grossen Sammlung meines Instituts fand ich ein Stück getrockneter Wirbelsäule, wahrscheinlich dem hinteren Rumpfende entstammend, welches offenbar, der Grösse der Wirbel nach zu schliessen (Durchmesser der Höhlung 17 Cm.), einem vollkommen erwachsenen Thiere angehört haben musste. Ausserdem verdanke ich der Güte meines hochverehrten Collegen und Freundes van Beneden in Lüttich einige ausgezeichnete Längs- und Querschnitte im frischen Zustande aufbewahrter Rumpf- und Schwanzwirbel einer jungen Selache und die Liebenswürdigkeit meines Collegen v. Kölliker setzte mich schliesslich noch in den Stand Untersuchungen über den Bau der Wirbel der von Pavesi beschriebenen Selache anstellen zu können.

Ich habe dabei die Ueberzeugung gewonnen, dass aus dem Bau der Wirbel kein Schluss auf die Existenz zweier verschiedener Gattungen von Selache zu machen ist, sondern dass man die als rostrata beschriebene Form, als Jugendzustand der maxima zu betrachten hat. Uebrigens hat ja, wie bereits erwähnt, Pavesi dasselbe angenommen.

Seit den Arbeiten von Queckett[1], Richard Owen[2] und Köl-liker[3], von denen erstere den gröberen Bau behandeln, während sich dagegen die letztere die mikroskopische Structur zum Vorwurfe nimmt, ist, soweit ich weiss, keine eingehende Darstellung des Baues der Wirbel von Selache veröffentlicht worden. Selbst Pavesi weiss keiner weiteren Erwähnung zu thun. Ich halte es daher nicht für überflüssig, trotz der ausführlichen Angaben des letzteren Autors, die in den aphoristischen Bemerkungen und in den vorzüglichen Abbildungen Queckett's ihre Stütze finden und besonders auch, weil ich nirgends eine eingehendere Darstellung der äusseren Formverhältnisse gefunden habe, eine solche zu geben. Bei einer ausgedehnten histiologischen Betrachtung der Wirbel der Elasmobranchii erscheint manche Besonderheit in einem etwas anderen Lichte, und es stellt sich bei näherer Durchsicht der Angaben heraus, dass dieselben wesentlich getrockneten Wirbeln entnommen sind, denen man durch Aufweichen die natürliche Form zu geben versuchte. Dies gelingt jedoch, wie ich aus eigener Erfahrung an den von mir untersuchten trockenen Wirbeln eines erwachsenen Thieres weiss, nur höchst unvollkommen.

Was die äussere Form der im frischen Zustande aufbewahrten Wirbel betrifft, so ist mir vor allen Dingen der Unterschied in der Länge der Rumpf- und Schwanzwirbel aufgefallen (Taf. III Fig. 1, 2), die bei den ersteren nahezu das Doppelte der letzteren beträgt, während der Unterschied in der Höhe durchaus nicht das gewöhnliche Maass übersteigt. An den Schwanzwirbeln (Taf. III Fig. 1) überragt die Höhe die Länge um etwa die Hälfte, bei den Rumpfwirbeln findet dagegen das umgekehrte Verhältniss statt.

Die Wirbelhöhlenöffnung erscheint kreisrund und wird central von dem feinen Canal der Chorda durchbrochen. Im Inneren der Wirbelhöhlung erscheinen, am getrockneten Wirbel ohne Weiteres sichtbar, in gleichen Abständen befindliche, concentrische Streifen als Ausdruck der Structur des centralen Doppelkegels. Am Rande vermisse ich die anderen Haiwirbeln eigenthümliche Abplattung des Doppelkegels. Dieses zeigt sich, wie ich hier bereits hervorheben will, auch bei anderen Lamniden, dagegen erscheint das Zwischenwirbelgewebe, welches wie gewöhnlich continuirlich in die auf der Chorda

[1] Histological catalogue II. 1855.

[2] On the comparative anatomy of vertebrates 1866.

[3] Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier etc. Abhandlungen der Senckenberg'schen naturforschenden Gesellschaft. Bd. V.

oder Wirbelhöhlenfläche des Doppelkegels liegende Masse übergeht, stark entwickelt (Taf. III Fig. 4 *c*), so dass die Chorda im Intervertebralraum nicht unbeträchtlich eingeschnürt ist. In dieser Beziehung bieten übrigens die Rumpf- und Schwanzwirbel keine besonderen Unterschiede.

Bei der Betrachtung der Wirbel von der Seite erscheinen die Ränder derselben an beiden Körperabschnitten (Taf. III Fig. 1 *c*, 2 *b*) aufgeworfen und regelmässig quergestreift, während die dazwischen gelegene Seitenfläche von vorn nach hinten leicht ausgehöhlt ist und leistenförmige Vorsprünge zeigt, welche an den Schwanzwirbeln (Taf. III Fig. 1 *d*) regelmässig und im Wesentlichen unter einander parallel und den Streifen der Ränder entsprechend in gleicher Breite verlaufen, während sie an den Rumpfwirbeln (Taf. III Fig. 2) in gleicher Breite und unregelmässig von vorn nach hinten ziehen und häufig mit einander anastomosiren. Im frischen Zustande sind sie an den Rumpfwirbeln weniger scharf ausgeprägt, wie auch die Aushöhlung der Seitenfläche an denselben weniger deutlich zu Tage tritt, dagegen zeigen sie sich am trockenen Wirbel mit grösster Klarheit. Das Zwischenwirbelgewebe ist wie bei allen Lamnidae verhältnissmässig stark entwickelt und die Beweglichkeit der Wirbelsäule muss somit eine bedeutende sein. Kölliker hat nun bereits hervorgehoben, dass sich die Wirbel der Selache in ihrem Aeusseren am Meisten denen von Carcharodon nähern und es lässt sich nicht läugnen, dass dieser Vergleich eine grosse Berechtigung besitzt, namentlich wenn man die trockenen Wirbel betrachtet. Freilich möchte ich dabei lieber die Aehnlichkeit mit Alopias hervorheben. Die frischen und aufgeweichten Wirbel bieten aber in sofern wesentliche Differenzen, als die Leisten, welche zwischen den Wirbelrändern von vorn nach hinten verlaufen, niemals wie bei den übrigen Lamnidae auf der Oberfläche knöchern anstehen, sondern stets von einer verhältnissmässig starken, weichen Schicht überlagert erscheinen. Ein weiteres characteristisches Merkmal der Wirbel von Selache, wenigstens der frischen von mir untersuchten, besteht in dem Vorhandensein einer Menge von feinen Oeffnungen, die besonders an den aufgeworfenen Rändern deutlich ausgeprägt sind (Taf. III Fig. 1, 2), sich in den Furchen zwischen den Leisten befinden und durchaus den Character von Gefässöffnungen tragen. Pavesi hat derselben bereits Erwähnung gethan, schildert dabei aber eine reticulirte Verkalkung der Oberfläche an den hinteren Schwanzwirbeln, sowie eine gleiche am Boden der Rückenmarkshöhle. Ich habe an den von mir untersuchten Wirbeln diese Oberflächenverkalkung nicht zu finden vermocht.

Die Knorpel der Neurapophysen Taf. III Fig. 1. 2, 3, 4 *a*, die an den Rumpfwirbeln breiter erscheinen, als an den Schwanzwirbeln, erheben sich am oberen Ende der Seitenfläche aus einer seichten Grube, die nicht die ganze Breite derselben einnimmt. Sie sind an ihrem Ursprunge eingeschnürt, buchten sich oberhalb der Einschnürung etwas nach aussen vor und stellen dann verschoben vierseitige und unregelmässige Platten dar, zwischen denen entsprechend geformte Schaltstücke eingeschoben sind. Dieselben reichen jedoch eben so wenig hier wie bei anderen Haien bis an den Zwischenwirbelraum, sondern es bleiben dort durch Bindegewebe ausgefüllte, längliche Spalten und Lücken Taf. III Fig. 1, 2), die man füglich als Intervertebrallücken oder Löcher bezeichnen könnte. Die Nerven durchbohren entweder die Neurapophysen nach der Seite des Zwischenwirbelraumes hin Taf. III Fig. 1 oder treten weiter dorsalwärts durch die Bindegewebsmasse, welche die Rückenmarksbogen mit den Schaltstücken verbinden (Taf. III Fig. 2). An den Schwanzwirbeln sah ich jedem Wirbel entsprechend eine Oeffnung, an den Rumpfwirbeln dagegen deren drei. Ich muss es aber dabei unentschieden lassen, ob nicht eine von ihnen oder sogar zwei zum Durchtritt von Gefässen dienen. Die eine Oeffnung sah ich sogar in der Rückenmarkshöhle wieder in zwei getheilt.

Die knorpligen Hämapophysen (Taf. III Fig. 1 *f*, 2 *c*) erheben sich in gleicher Weise aus dem unteren Theile der Seitenfläche, erscheinen ebenfalls eingeschnürt mit Bildung von durch Bindegewebe ausgefüllten Zwischenwirbellücken und stellen an den Schwanzwirbeln Taf. III Fig. 1 *f* dicht an einander schliessende, durch Bindesubstanz verbundene, nach hinten verschobene, unregelmässig vierseitige Platten dar, die in nicht vollkommen regelmässiger Weise von Gefässcanälen durchsetzt werden. An den Rumpfwirbeln, an denen sie zu Rippenplatten auseinander gewichen seitwärts stehen, sind dieselben (Taf. III Fig. 2 *c*) dreiseitig, spitz auslaufend ebenfalls nach hinten gerichtet und zwischen ihnen schieben sich entsprechend geformte Schaltstücke ein, wie wir das auch unter anderen bei Lamna cornubica sehen werden.

Was den inneren Bau der Wirbel betrifft, der an allen Körperabschnitten der gleiche ist, so habe ich bereits hervorgehoben, dass die mit den Angaben namentlich Quekett's und R. Owen's übereinstimmende, ausführliche Schilderung Kölliker's die Grundlage unserer bisherigen Kenntnisse ist und auf diese müssen wir daher zunächst eingehen.

Er hebt hervor, dass die Wirbel von Selache von aussen grosse Aehnlichkeit mit denen von Carcharodon darbieten, sowie innen mit denen von Squatina. Letzteres ist richtig, allein da es sich dabei um einen für die Diagnose ungeheuer wichtigen Unterschied handelt, so stelle ich ihn hiermit an die Spitze.

Die Wirbel der Selache zeigen in ihrem Inneren (Taf. III Fig. 3) das Knorpelkreuz der oberen und unteren Bogen, oder im fossilen Zustande die kreuzförmig gestellten Lücken, in denen dasselbe liegt, während es den Wirbeln der Squatina durchaus fehlt.

»Die Grundlage wird nach ihm von einem festen Doppelkegel gebildet, an dessen Aussenfläche vier mächtige periostale Ablagerungen in Form von vier keilförmigen Massen und zwischen denselben vier mit den Bogen zusammenhängende Knorpelzapfen sich befinden. Ein senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels ergibt daher auch hier im Wesentlichen dasselbe, wie bei den übrigen Lamnoidei; statt jedoch in ihrer ganzen Dicke aus radiär gestellten, d. h. der Längsachse der Wirbelsäule parallellaufenden Knochenblättern zusammengesetzt zu sein, bestehen dieselben nur aussen, im äusseren Dritttheile oder Viertheile aus solchen Blättern, weiter innen dagegen aus concentrischen Lamellen, die dem Umkreise des Wirbels gleich laufen.«

»Genauer bezeichnet, so sind die radiären, äusseren Blätter sehr zahlreich, mehr als bei irgend einem anderen der Lamnoidei; zugleich aber auch sehr unregelmässig, indem sie nicht selten sich spalten und wieder vereinigen, auch durch stärkere Blätter Verbindungen mit einander eingehen. Ausserdem hängen dieselben auch mehr in der Tiefe durch eine immer grösser werdende Zahl von kleinen, seitlichen Zapfen und blattförmigen Fasern zusammen, wobei sie nach und nach in der Richtung der Dicke Lücken erhalten, bis am Ende das Ganze in die inneren concentrischen Lamellen sich auflöst. Diese hängen in den äusseren Lagen noch vielfältig unter einander zusammen, und stehen sehr dicht, weiter nach innen dagegen lösen sie sich mehr von einander und werden zu ziemlich selbständigen Blättern, an denen jedoch immer noch eine besondere Bildung auf ihre allmälige Entwickelung aus den radiären Blättern hindeutet. Es sind dies eine Menge von länglich runden und rundlichen Lücken, die 1‴ kaum überschreitend, meist ziemlich deutlich in der Längsrichtung der Wirbel in Reihen angeordnet sind.«

Diese Beschreibung kann ich bezüglich der Structur erwach-

sener Wirbel im Wesentlichen unterschreiben, und so würde es sich nur darum handeln, dem Durchschnittsbild der frischen Wirbel eine besondere Betrachtung zu widmen und daraus die Erscheinungen, die der Wirbel des Erwachsenen darbietet, abzuleiten. Es erscheint mir dabei von ungemeinem Werth, dass der von QUECKETT[1] Taf. II Fig. 19) abgebildete Wirbel, dessen Zeichnung vollkommen mit der von RICHARD OWEN gegebenen übereinstimmt, nach den Grössenangaben einen Durchmesser von 8 Cm. besessen haben muss und somit einem viel jüngeren Thier angehört, das eine Mittelstufe zwischen dem von mir untersuchten erwachsenen mit 10 Cm. und dem in frischem Zustande aufbewahrten mit p. p. $3^1/_2$ Cm. Wirbelkörperdurchmesser einnimmt. Dadurch ist es, da ich keinen Grund habe an der Treue der bildlichen Darstellung von QUECKETT und R. OWEN zu zweifeln, trotz des Mangels von feineren Details möglich, sich ein Bild des Entwickelungsganges der Wirbelsäule zu machen.

Betrachten wir zunächst die Durchschnitte der im frischen Zustande aufbewahrten Selachewirbel (Taf. III Fig. 3, 4 so besteht, abgesehen von den vier Knorpelzapfen der oberen und unteren Bogen, die bis nahe an den centralen Doppelkegel Taf. III Fig. 3 reichen, die Masse des Wirbelkörpers aus wellig gebogenen, concentrischen Lagen verkalkten Hyalinknorpels. Dieselben verlaufen im Inneren in ziemlich regelmässigen Abständen, sind dagegen an der Peripherie, namentlich seitlich ein wenig dichter gedrängt. Dabei ist aber, wie sich aus der ganzen Configuration des Wirbelquerschnittes ergibt, nicht ausgeschlossen, dass durch die Einwirkung des Alkohols leichte Schrumpfungen der Weichtheile an der Oberfläche eingetreten sind. Sonach wäre auf diesen Unterschied kein übermässiges Gewicht zu legen, um so weniger, da derselbe an dem dorsalen und ventralen Abschnitt des Wirbelkörpers, wo die starren Knorpelzapfen einander mehr genähert sind, fehlt. Die Lamellen zeigen hie und da Anschwellungen, niemals aber Discontinuitäten und wenn dieselben auch namentlich an den Zapfen gablige Theilungen zeigen, so haben sie doch keine Verbindungen mit einander. Die zwischen den concentrischen Lagen befindliche aus Faserknorpel bestehende Ausfüllungsmasse zeigt als Ausdruck der Faserrichtung eine sehr feine radiäre Streifung Taf. III Fig. 4 d und ist ausserdem Taf. III Fig. 3 in der ganzen Dicke des Wirbels von radiären Balken oder Strahlen verkalkten Knorpels durchsetzt, in deren Inneren Gefässcanäle verlaufen. Bei der Flächenbetrachtung

[1] l. c.

der Lamellen zeigen sich die letzteren natürlich als Oeffnungen oder Lücken in denselben. Die Strahlen durchsetzen die Lamellen oft in einer Ebene, allein von einer Auflösung derselben oder einem Einbiegen in die concentrischen Lagen habe ich nie etwas entdecken können. Sie hängen mit dem erheblich verdickten Periost zusammen, dessen tiefe Lagen aus Fasern bestehen, die schräg zur Wirbeloberfläche gerichtet sind und sich mit ihren Gefässen in die oberflächliche Faserknorpellage des Wirbels fortsetzen. Diese erscheint somit in radiärer Richtung gestreift. Das tritt namentlich deutlich an der den Gefässcanälen zugewandten, ventralen Fläche des Wirbelkörpers (Taf. III Fig. 4*f*) zu Tage. Von einer Verkalkung in der radiärstreifigen Lage der Oberfläche ist bei diesen Wirbeln keine Rede, während dagegen die von Queckett und Owen gezeichneten und beschriebenen Wirbel, abgesehen von denen erwachsener Thiere, solche unzweifelhaft darbieten.

Sehr interessant war es mir bei dem Betrachten dieser Aussenschicht das Entstehen der von vorn nach hinten über die Wirbeloberfläche verlaufenden Leisten zu verfolgen, die den Wirbeln mit denen von Carcharodon Aehnlichkeit verleihen. Man sieht auf das Deutlichste, dass dieselben die welligen Biegungen der oberflächlichsten concentrischen Lamelle wiederholen, und dass die die Gefässe enthaltenden starken, radiären Fasern immer den Vertiefungen folgen, wie das auch aus der Betrachtung der feinen Oeffnungen der Oberfläche hervorgeht. Bei dem Wirbel des Erwachsenen entsprechen sie dagegen, was ich hier bereits hervorheben möchte, den verkalkten, radiären Strahlen der Oberflächenschicht und das tritt an dem trockenen Wirbel um so deutlicher hervor, weil ja die dazwischen liegenden, weichen Fasermassen stärker schrumpfen müssen.

Von allergrösster Wichtigkeit ist nun, das Verhalten einer aussen auf dem Doppelkegel liegenden Schicht (Taf. III Fig. 3*c*), weil nicht allein das Wachsthum des Wirbels, sondern namentlich auch die Differenzirung der characteristischen Elemente nach Bildung des Doppelkegels, wie bei den übrigen Lamnoidei wesentlich excentrisch, von innen nach aussen vor sich geht. Ich weiss nämlich nach ausgedehnten Untersuchungen in den übrigen Haifamilien, dass sich aus dem Vorhandensein und dem Verhalten dieser Schicht ein sicherer Schluss auf die Entwicklungsweise des Wirbels und die Stammesgeschichte desselben ziehen lässt.

Wie sich aus der Betrachtung des Querschnittes Taf. III Fig. 3*cd* auf das Deutlichste ergibt, finden wir um den Doppelkegel eine dünne

Schicht verkalkten Knorpels gelagert, aus welcher sich dorsal und ventral, gegen Rückenmarks- und Blutgefässcanal zwei kleine, kolbig verdickte Strahlen erheben, während an der Seite eine ganze Reihe derselben erscheinen, die jedoch viel niedriger sind. Ich halte dieselben für die in der Entwicklung zurückgebliebenen Homologa der von der Oberfläche des centralen Doppelkegels bis an die Peripherie zwischen die Knorpelzapfen sich erhebenden Strahlen, die zuerst auftretend ein characteristisches Merkmal der Wirbel der Lamnidae und deren nächsten Verwandten sind, wie ich später ausführlich auseinander zu setzen Gelegenheit haben werde. Weshalb sie nicht zur vollen Ausbildung gekommen sind, vermag ich für's Erste nicht zu sagen, allein der Grund möchte vielleicht in dem baldigen Auftreten der concentrischen Lamellen zu suchen sein, mit deren Ausbildung und Vermehrung die Masse der radiären Strahlen abnimmt. Ich möchte dabei den Gedanken nicht gänzlich von der Hand weisen, dass veränderte statische Verhältnisse eine Aenderung im Baue des Wirbels bedingen, sei es nun, dass die radiären Strahlen durch Resorption, oder durch Mangel der Ablagerung von Kalksalzen in der Umgebung der radiären Fasermassen in den Hintergrund gedrängt werden. Den letzten Gründen sind wir nun freilich mit diesem Gedanken nicht näher gerückt, allein wir haben doch damit Gesichtspuncte gewonnen, mit denen künftige Forschungen zu rechnen im Stande sind.

Die Vorstellung, die ich mir von der ersten Entwicklung der Wirbel der Selache mache, wäre die, dass nach Ausbildung des centralen Doppelkegels und der darauf gelagerten Schicht verkalkten Knorpels dorsale, ventrale und seitliche Strahlen ausschiessen, die die erste Anlage der Knorpelzapfen der Neur- und Hämapophysen umschliessen. Nachdem dieselben als kurze Fortsätze auftretend sich gebildet, tritt wahrscheinlich unter dem Einflusse von der Peripherie hereindringender Gefässe eine Lamelle verkalkten Knorpels auf und danach wird die Weiterentwicklung der radiären Strahlen bis auf die in unmittelbarster Umgebung der radiären, zwischen den Knorpelzapfen befindlichen Ernährungsbahnen auftretenden, schwachen Verkalkungen behindert, um so mehr, weil auf die erste zusammenhängende, concentrische Kalklamelle in bestimmten regelmässigen Abständen immer neue folgen und dem Wirbel genügenden Halt und ausreichende Festigkeit verleihen. Jedenfalls ist dann dabei hervorzuheben, dass diese Lagen sich in continuo ausbilden, wenig-

stens weist an dem frischen Wirbel nichts darauf hin, dass dieselben aus ursprünglich getrennten Stücken entstehen.

Werfen wir nun die Frage auf, ob diese Art der Entwicklung, die Ausbildung continuirlicher, concentrischer Lamellen beibleibt, so glaube ich, muss die Antwort darauf verneinend lauten. Wenn ich die von Queckett und Owen gegebene Abbildung als richtig annehme, und mir dabei das Bild des erwachsenen Wirbels vergegenwärtige, so müssen wir eine weitere Entwicklungsphase unterscheiden. Nachdem sich etwa 8—10 zusammenhängende, concentrische und in nahezu gleichen Abständen befindliche Lamellen mit ihren sparsamen, radiären Strahlen gebildet haben, entstehen in der streifigen Oberflächenschicht, deren Faserung ich bereits Erwähnung gethan habe, Verkalkungen, die das Bild dicht gedrängter, radiärer Strahlen darbieten, wie Queckett und Owen es zeichnen, und aus diesen entwickeln sich nun mit dem fortschreitenden Wachsthum die dichter gedrängten und unregelmässigeren, concentrischen Lamellen der Peripherie in einer Weise, wie es bereits Kölliker recht treffend geschildert hat. Zu gleicher Zeit ändert sich das Bild an der Oberfläche des Wirbels. Die Leisten entsprechen den verkalkten, radiären Strahlen und die feinen Oeffnungen verschwinden, so weit meine Erfahrung reicht. Die peripheren, concentrischen Lamellen bilden sich nun allmälig in folgender Weise aus. Die radiären Strahlen, welche deutlich eine Schichtung darbieten (Taf. IV Fig. 1), werden mit fortschreitendem Wachsthume, das in einer Längenzunahme besteht, im centralen Theile verändert. Sie werden in über einander liegende Stücke gespalten und dieser Spaltung geht allemal eine rosenkranzförmige Einschnürung voran. Die Trennung schreitet von dem Centrum gegen die Peripherie vor, die einzelnen Stücke wachsen aus und vereinigen sich schliesslich unter einander zu den peripheren, concentrischen Lamellen. Dieser Vereinigungsprocess lässt sich deutlich von der Peripherie gegen das Centrum hin verfolgen und nur im äussersten Theile des Skelets erscheinen die Strahlen zusammenhängend. So complicirt und eigenthümlich diese Bildungsweise erscheint, so ist dieselbe doch kein Paradoxon, sondern findet sich auch bei den übrigen Haien vielfach modificirt wieder, und ich erinnere dabei unter anderem an Cestracion, wo zuerst eine Differenzirung im Centrum sich geltend macht, der dann der Verkalkungsprocess an der Oberfläche folgt.

Beim Trocknen zeigt der Bau des Wirbels wesentliche Veränderungen, jedoch nicht in dem Maasse, als dass es nicht gelänge, die

im frischen Zustande sich zeigenden Theile wieder zu erkennen. Die Veränderungen sind selbstverständlich Folge der Schrumpfung der zwischen den concentrischen Lamellen gelegenen Faserknorpelmassen. Die verkalkten Lagen nähern sich einander und manchmal in einem solchen Grade, dass eine Verbindung der Lamellen vorgetäuscht werden kann Taf. III Fig. 5. Das zeigt sich mehr an der Peripherie, als im Centrum, weil dieselben hier dicker und somit widerstandsfähiger sind. Dabei tritt dann auch der wellige Verlauf deutlicher zu Tage. Die radiären Strahlen legen sich theilweise um wie im Centrum, oder, wo sie wie an der Oberfläche des erwachsenen Wirbels stärker sind, erfahren sie Verbiegungen (Taf. IV Fig. 1). Wie stark die Einwirkung der Schrumpfung der Weichtheile ist, ersieht man am besten aus dem Verhalten des mächtigen Doppelkegels, welcher verbogen und zwischen den vier hyalinen Knorpelzapfen, die weniger schrumpfen als der Faserknorpel, gefaltet erscheint. Die Wirbelränder werden dabei einander beträchtlich entgegengekrümmt. Uebrigens möchte ich bei dieser Gelegenheit bemerken, dass die oberen und unteren Bogen nicht ausschliesslich aus hyalinem Knorpel bestehen, sondern dass ähnlich wie bei Cestracion, sehr reichlich. Fasern hindurchgehen, jedoch werde ich erst in dem Abschnitte über die Lamnidae auf die histologischen Details der Wirbel von Selache näher eingehen.

Der centrale Doppelkegel (verkalkter Knorpel mit spindelförmigen Zellen) nimmt vom Centrum gegen die Peripherie allmälig an Dicke zu Taf. III Fig. 4 *b*, ist am Ende keulenförmig aufgetrieben und bildet so die aufgeworfenen Wirbelränder. Er zeigt deutlich eine Streifung oder lamellöse Schichtung Taf. III Fig. 4 *b*, welche genau den concentrischen Lamellen entspricht. Es muss somit auch hier eine schichtweise Ablagerung stattgefunden haben. Im Centrum des Wirbels, am Chordacanal Taf. III Fig. 4 *e*, ist derselbe tief eingebuchtet und diese Aushöhlung ist mit einer faserknorpligen Masse erfüllt, welche die Chorda bis auf einen feinen, centralen Strang verdrängt und sich dann als dünne Lage, der Mitte der Wirbelhöhlung entsprechend auf den centralen Doppelkegel weiter ausbreitet. Gegen die Peripherie hin nimmt sie an Mächtigkeit zu und geht ohne Weiteres in das stark entwickelte Zwischenwirbelgewebe über, welches wulstartig vorspringend (Taf. III Fig. 4 *a*) den Raum für die Rückenseite beengt.

Nach dieser Schilderung der Wirbel unserer lebenden Selache wende ich mich zu den fossil aufgefundenen. VAN BENEDEN[1] ge-

[1] l. c.

lang es bereits die Anhängsel des männlichen Geschlechtsapparates und die fanons branchiaux einer Selache im Crag von Antwerpen nachzuweisen, und ich schätze mich glücklich, dass es mir vergönnt war, aus dem gleichen Fundorte einen zugehörigen Wirbel zu bestimmen. Derselbe (Taf. IV Fig. 5) ist nicht vollständig erhalten und seine Wirbelhöhlung besitzt einen Durchmesser von 6 Cm. Der Querschnitt dieses fossilen Wirbels zeigt, dass weder in der Form noch in der Structur desselben ein Unterschied gegenüber unserer jetzt lebenden Selache vorhanden ist (Taf. III Fig. 5). Ist der Wirbel auch nur Bruchstück, so lässt sich doch die Gesammtform leicht construiren und es möchte schon auf den ersten Blick einleuchten, dass man es mit einem Schwanzwirbel (gleiche Entfernung der oberen und unteren Knorpelzapfen von einander) eines halb erwachsenen Thieres zu thun hat. Die peripheren, radiären Kalkstrahlen sind weggebrochen, dagegen erscheinen die ersten peripheren, concentrischen, dichter gedrängten Lamellen in der Nähe der Lücke des einen Knorpelzapfens, der natürlich durch Gesteinsmasse ersetzt ist. Will man den von VAN BENEDEN gegebenen Namen Selache aurata festhalten, so möge es geschehen. Vom vergleichend anatomischen Standpuncte aus betrachtet, spräche für die Berechtigung nur der Umstand, dass bei dem fossilen Wirbel aus dem Crag die Faserknorpelmasse zwischen den innersten concentrischen Lamellen verkalkt erscheint. In wie weit dieses Verhältniss sich auch bei der lebenden Selache findet, werde ich bei der Schilderung der histiologischen Einzelheiten in dem Abschnitte über Lamnidae erörtern.

Im Uebrigen ist die mit kurzen Strahlen versehene Belegschicht des centralen Doppelkegels (Taf. IV Fig. 5) deutlich sichtbar, besonders schön zeigen sich aber die auch hier etwas wellig verlaufenden, inneren, concentrischen Lamellen, sowie die sparsamen, sie durchsetzenden, feinen, radiären Strahlen mit ihren Gefässcanälen.

Dieser Fund eines fossilen Selachewirbels bekam nun aber für mich ein erhöhtes Interesse durch das Studium der Structur dreier Carcharodontenwirbel, von denen ich den einen (Taf. IV Fig. 4) Carcharodon antwerpensis nennen will. Ob die beiden anderen Wirbel den beiden Carcharodontengattungen, die LE HON aus den Zähnen als Carcharodon Escheri und megalodon bestimmt hat, angehören, ist natürlich nicht zu entscheiden, da sie nicht mit den entsprechenden Zähnen zusammen gefunden worden sind. Immerhin möchte ich doch die Aufmerksamkeit auf diese Uebereinstimmung in den Zahlen lenken. Carcharodon antwerpensis ist aber unzweifelhaft als neue

Gattung zu betrachten. Sie bilden meines Erachtens die schönsten Uebergänge zu den Selachewirbeln und zwar steht Carcharodon antwerpensis der Selache am nächsten, während der Carcharodon Taf. IV Fig. 2, die meiste Uebereinstimmung mit dem lebenden Carcharodon Rondeletti zeigt, von dem ich Dank KÖLLIKER's Güte einen Schwanzwirbel untersuchen konnte, der auch ihm seiner Zeit als Gegenstand der Beobachtung diente. Gehört nun auch dieser Wirbel einem ziemlich jungen Thiere an, so dass sich aus dessen Structur nicht ohne Weiteres ein zutreffendes Bild der Verhältnisse beim Erwachsenen an den verschiedenen Abschnitten des Rumpfes construiren lässt, so kann man sich doch durch Vergleichung mit den Wirbeln der übrigen Lamnidae eine klare Vorstellung des Wesentlichen im Baue machen. Da KÖLLIKER[1] eine vollkommen zutreffende Beschreibung und auch eine correcte Abbildung des Carcharodonwirbels gegeben hat, so kann ich das Weitere auf später versparen, um so mehr, weil ich die Hoffnung hege bis dahin erwachsene Exemplare zur Untersuchung zu erhalten. Ich will sonach nur das Wesentliche im Bau hervorheben.

Lamna, Oxyrhina, Odontaspis und Alopias haben zwischen den Knorpelzapfen der Bogen nur radiäre Strahlen, die allerdings oftmals gablige Theilungen zeigen, allein bei Carcharodon tritt zwischen ihnen, mitten zwischen Centrum und Peripherie, eine deutliche concentrische Lamelle auf und theilt die Masse der Strahlen in einen äusseren und inneren Abschnitt. In ersterem zeigen sich Andeutungen von feineren, concentrischen Lamellen, während sie im letzteren zu fehlen scheinen. Dabei möchte ich aber darauf aufmerksam machen, dass es sich bei erwachsenen Exemplaren anders verhalten könnte, und dass sich sowohl in der inneren, wie in der äusseren Abtheilung concentrische Lamellen finden möchten. Immerhin werden aber die radiären Strahlen entschieden vorherrschend sein. Zudem möchte ich als ein weiteres, characteristisches Merkmal, wenigstens der Schwanzwirbel von Carcharodon, die Schmalheit des Abschnittes zwischen den mit den Neurapophysen zusammenhängenden Knorpelzapfen, gegenüber dem zwischen den Haemapophysenzapfen gelegenen, ventralen, hervorheben, ein Verhalten, welches seinen weiteren Ausdruck in der Vielstrahligkeit des letzteren findet. Ferner hebt KÖLLIKER[2] und das ist für die Betrachtung der fossilen Wirbel von grossem Interesse hervor, dass er bei einem von J. MÜLLER selbst

[1] l. c. Taf. XIV. Fig. 9. [2] l. c.

als Carcharodon bestimmten Hai ein in jeden Knorpelzapfen hineinragendes und vom Doppelkegel ausgehendes Knochenplättchen gesehen habe. Eine Entstehung der concentrischen Lamellen durch Vereinigung von Fortsätzen radiärer Strahlen lässt sich nicht nachweisen und somit ist die Frage nach der Entwicklungsweise eine offene, jedenfalls sind aber die Strahlen das Primäre, die Lamellen das Secundäre.

Betrachten wir nun die drei fossilen Wirbel aus dem Crag (Taf. IV Fig. 2, 3, 4), die sämmtlich meiner Meinung nach dem Schwanze angehören, so zeigen alle drei die ungleiche Stärke des dorsalen und ventralen zwischen den Zapfen gelegenen Abschnittes. Dieses Verhalten tritt am wenigsten deutlich bei Carcharodon antwerpensis zu Tage, nicht mehr als es auch bei dem fossilen Selachewirbel der Fall ist. Im Uebrigen möchte es aber nach der vorhin gegebenen Beschreibung wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass der Wirbel (Taf. IV Fig. 2), der einen Wirbelhöhlendurchmesser von 5 Cm. besitzt, einem Carcharodon angehörte, der unserer jetzt lebenden Form am nächsten stand. Vor allen Dingen treten die radiären Strahlen dominirend hervor, theilweise sogar mit characteristischen, gabelförmigen Theilungen und entfalten sich gegen die Peripherie hin immer stärker. Dennoch herrscht ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Structurverhältnissen der Schwanzwirbel, wenigstens eines jungen, lebenden Carcharodon. In der inneren Hälfte überwiegen die concentrischen und etwas wellig verlaufenden Lamellen und die radiären Strahlen sind, wenn auch nicht verschwunden, doch sehr viel feiner und sparsamer. In der peripheren Hälfte lassen sich ebenfalls concentrische Lagen erkennen, allein dieselben stellen unzusammenhängende, dicht gedrängte und etwas einwärts gebuchtete, quere Verbindungsbrücken zwischen den Hauptstrahlen dar (Taf IV Fig. 2). Von Gefässcanälen ist übrigens ebenso wenig etwas mit Sicherheit zu entdecken, wie am lebenden Carcharodonwirbel.

Während nun die allgemeine Form, abgesehen von den Grössenunterschieden (Wirbelhöhlendurchmesser 7 Cm.), dieselbe bleibt, bietet der zweite Carcharodonwirbel (Taf. IV Fig. 3) gegenüber dem ersten wesentliche Differenzen dar. Die Strahlen der auf dem Doppelkegel liegenden, verkalkten Knorpelmasse sind deutlicher und es ragen in die von den Knorpelzapfen eingenommenen Räume kleine Blätter (Taf. IV Fig. 3), wie sie von KÖLLIKER von dem einen lebenden Carcharodon geschildert wurden. Vor Allem fällt aber in die Augen, dass sich die concentrischen Lamellen nahezu über zwei Drittel des

Wirbels von innen nach aussen ausgedehnt haben, während die radiären Strahlen bedeutend in den Hintergrund gedrängt sind. Auffällig ist dabei ferner, dass sich im Inneren zwischen den Lamellen verkalkte Knorpelmassen finden, jedoch möchte ich dabei nicht unterlassen hervorzuheben, dass bereits KÖLLIKER darauf aufmerksam gemacht hat, dass bei den lebenden Carcharodonten eine solche Solidification des Wirbelinneren durch verkalkten Knorpel nichts Seltenes ist.

Auch im peripheren Theile des Wirbels (Taf. IV Fig. 3) sind characteristische Veränderungen vor sich gegangen. Die radiären Strahlen sind schwächer und die dicht gedrängten peripheren Verbindungslamellen finden sich nur im dorsalen und namentlich ventralen Theil des Wirbelkörpers, der zwischen den Knorpelzapfen liegt, sowie in den an die Zapfen grenzenden, seitlichen Massen. Dagegen sind sie in dem überwiegenden Theile der letzteren verschwunden, oder besser gesagt, sie haben vollkommen ausgebildeten concentrischen Lamellen Platz gemacht und diese treten als seitliche Ausläufer der radiären Strahlen auf (Taf. IV Fig. 3). Zudem erscheinen die letzteren namentlich dort, wo die Bildung concentrischer Lamellen beginnt vielfach durchbrochen in derselben Weise, wie wir das von den peripheren radiären Strahlen der Wirbel der Selache maxima kennen gelernt haben.

Wenden wir uns nun schliesslich zur Betrachtung des Wirbels von Carcharodon antwerpensis, der einen Wirbelhöhlendurchmesser von 10,5 Cm. besitzt, so tritt, glaube ich, die Aehnlichkeit mit einem Selachewirbel aufs Klarste zu Tage. Die Bildung der concentrischen Lamellen erstreckt sich noch über zwei Drittel des Wirbels hinaus und lassen sich die dicht gedrängten, peripheren (Taf. IV Fig 4) sehr gut von den regelmässigen, centralen unterscheiden. Die queren, dicht gedrängten Verbindungslamellen zwischen den radiären Strahlen sind so gut wie vollkommen verschwunden. Die Menge der radiären Strahlen im Inneren hat ebenfalls abgenommen und sie treten eigentlich nur in der unmittelbarsten Umgebung des centralen Doppelkegels deutlich zu Tage. Sehr klar erscheint an der Grenze der streifigen Schicht die Bildung der peripheren concentrischen Lamellen. Die Strahlen sind wie bei Selache in über einander liegende Abschnitte getheilt, von denen die tieferen innen breiter werdend sich einander nähern und schliesslich mit einander verschmelzen. Es müssen hier also im Leben Resorptions- und Appositionsvorgänge stattgefunden haben, allein in welcher Weise und aus welchen Grün-

den ist natürlich am fossilen Wirbel nicht mehr aufzuklären. Ebenso wenig lässt sich die Frage lösen, in welcher Weise die innersten Lamellen bei diesen fossilen Carcharodonten entstanden sind. Immerhin ist diese allmälige Umwandlung der Strahlenbildung in die Lamellenbildung oder das Zurücktreten der einen bei der Ausbildung der anderen höchst interessant und stammesgeschichtlich von bedeutender und entscheidender Wichtigkeit.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel III.

Fig. 1. Natürliche Grösse. Schwanzwirbel einer jungen Selache. *a* Neurapophysen. *b* Schaltstück. *c* Aufgeworfener Rand des Doppelkegels. *d* Leisten. *e* Intervertebrallücke. *f* Hämapophysen.

Fig. 2. Natürliche Grösse. Rumpfwirbel desselben Thieres. *a* Neurapophyse. *b* Aufgeworfener Rand des Doppelkegels. *c* Haemapophyse.

Fig. 3. Natürliche Grösse. *a* Neurapophyse. *b* Gablige Theilung einer concentrischen Lamelle. *c* Strahlige Belegschicht des centralen Doppelkegels. *d* Kolbig verdickte Strahlen zwischen den Zapfen der Neurapophysen. *e* Centraler Doppelkegel. *f* Haemapophyse. *g* Radiäre Strahlen.

Fig. 4. Natürliche Grösse. *a* Rückenmarksrohr. *b* Centraler Doppelkegel. *c* Zwischenwirbelgewebe. *d* Feinstreifige Faserknorpelmasse zwischen den concentrischen Lamellen. *e* Einbuchtung des centralen Doppelkegels mit Faserknorpel erfüllt. *f* Radiärstreifige periphere Belegschicht. *g* Blutgefässrohr.

Fig. 5. Grösse $^3/_1$. Querschnitt durch ein Segment eines getrockneten Rumpfwirbels von Selache maxima.

### Tafel IV.

Fig. 1. Schnittfläche des getrockneten Wirbels von Selache maxima.

Fig. 2 u. 3. Querschliffe durch die beiden Carcharodontenwirbel aus dem Crag von Antwerpen.

Fig. 4. Querschliff durch den Wirbel von Carcharodon antwerpensis.

Fig. 5. Querschliff durch den Wirbel von Selache aurata (van Beneden) aus dem Crag von Antwerpen.

Fig. 1.

Fig. 4.

Fig. 2

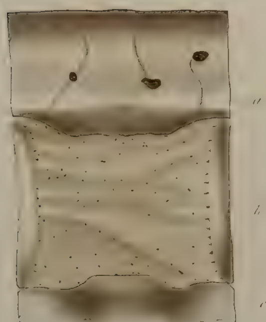
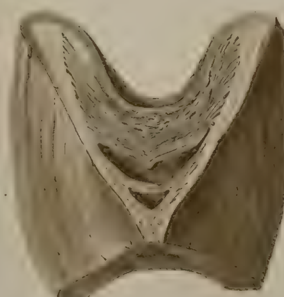



Fig. 3

Fig. 5.



Hasse & Strasser del.

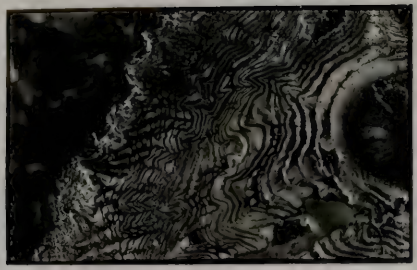


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

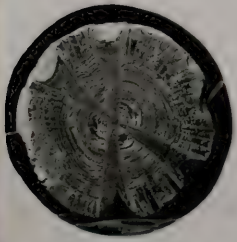


Fig. 4.

Fig. 5.

Lichtdruck des Berliner Phototyp. Instituts. Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.

# Das Gorillâ-Gehirn und die untere oder dritte Stirnwindung.

Von

**Prof. Dr. v. Bischoff,**

in München.

---

Soeben hat Herr Prof. Paul Broca in Paris die Güte gehabt, mir seine Abhandlung: Étude sur le Cerveau du Gorilla, Paris 1878 zu übersenden; die weitere Ausführung seiner vorläufigen Mittheilung über dieses Gehirn in den Bulletins de la Société d'Anthropologie 1876 pag. 426—431.

Ich halte den Gegenstand an und für sich, nämlich das Gorilla-Gehirn, und sodann speciell die dadurch berührte Frage über das Vorhandensein einer dritten oder unteren Stirnwindung bei den Affen, insbesondere bei den Anthropoiden, für interessant genug, um auf das Erscheinen der genannten Abhandlung in diesen Blättern aufmerksam zu machen.

Herr Broca ist in dieser Abhandlung bei seiner früheren Meinung stehen geblieben, dass er es bei dem in seinen Händen befindlichen Gehirne, wirklich mit einem Gorilla-Gehirn zu thun habe.

Seine Gründe dafür sind theils historische, theils sachliche. Mit ersteren steht es, wie mir scheint, nicht so sicher, wie es wohl wünschenswerth wäre. Herr Dr. Nègre, welchem Herr Broca das betreffende Gehirn verdankt, hat zwar, wie Herr Broca sagt, Gorillas und Chimpansés gesehen, und sowohl er selbst, wie die ihn begleitenden Neger und Jäger, die das Thier erlegten, haben dasselbe für einen erwachsenen männlichen Gorilla erklärt. Allein unglücklicher Weise ging das Thier, nachdem das Gehirn herausgenommen worden war, verloren, und man weiss von seinem Skelet, Schädel etc. nur das, dass die Schädeleristen nur rudimentär waren, und der

Herausnahme des Gehirns keine Schwierigkeiten entgegenstellten. Es wäre also ein alter männlicher Anthropoiden-Schädel ohne Crista sagittalis und lambdoidea gewesen. Bisher kannte man keine solche alten männlichen Gorilla-Schädel ohne Cristen, sondern nur weibliche Gorilla- oder männliche Chimpansé-Schädel.

Wie es mit der persönlichen Kenntniss und Autorität in der Diagnose zwischen Gorilla und Chimpansé steht, haben wir bei Gelegenheit der Discussion über die bekannte Dresdner Mafoka gesehen, und wenn sich mitten in Deutschland, bei aller Ruhe der Beobachtung und Diagnose darüber unter ganz namhaften Autoritäten Zweifel erheben konnten, so wird man zugeben müssen, dass auch für Herrn Dr. Nègre auf einer Jagdpartie, wo ausserdem sein ganzes Interesse und seine Aufmerksamkeit auf die Herausnahme und Erhaltung des Gehirns concentrirt war, grosse Schwierigkeiten zu einer sicheren Unterscheidung zwischen einem Gorilla und einem Chimpansé bestehen konnten.

Allein so wie Herr Hartmann die Zweifel an der Gorilla-Natur des Mafoka dadurch beseitigen zu können geglaubt hat, dass er die Annahme einer zweiten Species Gorilla, verschieden von Gorilla Savagii, und in manchen Puncten verwandter mit Chimpansé als dieser, für nöthig und gerechtfertigt hält, so glaubt auch Herr Broca die gegen einen männlichen Gorilla-Schädel ohne Cristen sich erhebenden Zweifel dadurch niedergeschlagen, dass sich in der Sammlung des anthropologischen Instituts in Paris ein von Dr. Berenger-Féraud geschenktes, unzweifelhaft männliches Skelet (No. III eines alten Gorilla befinde, an welchem die Crista sagittalis und lambdoidea nur rudimentär entwickelt sind, wodurch die Annahme einer zweiten Species Gorilla, welche durch die geringe Entwicklung der Schädelcristen bei den Männchen characterisirt sei, gerechtfertigt werde. Ich erlaube mir hierbei zu bemerken, dass wenigstens in der vorliegenden Abhandlung des Herrn Broca kein weiterer Beweis mitgetheilt ist, dass dieses Skelet No. III wirklich das eines Gorilla und nicht vielleicht ebenfalls das eines alten männlichen Chimpansé ist. Wenn man sich der vielen Zweifel und Streitigkeiten über verschiedene Species von Orang erinnert, die sich zuletzt doch alle auf Geschlechts- und Alters- und individuelle Verschiedenheiten reducirt haben, wird man es, wie ich hoffe, nicht hyperkritisch finden, wenn ich einstweilen noch alle Angaben und Hypothesen für mehrere Arten von Gorilla für zweifelhaft halte.

Um so wichtiger und wesentlicher wäre es nun, wenn sich sach-

lich darthun liesse, dass das betreffende in Händen des Herrn Broca befindliche Gehirn, in der That so verschieden von den bekannten Chimpansé-Gehirnen wäre, dass man es in keiner Weise für ein solches, sondern für ein Gorilla-Gehirn halten müsse, wenn es gleich auch von dem einzigen zuverlässig bekannten Gorilla-Gehirn in Hamburg sehr verschieden ist. Nun sagt zwar Herr Broca pag. 7, dass, als er das Pariser Gehirn zu Gesicht bekommen, dasselbe ihm und seinen beiden Präparatoren, Herren Chudzinski und Kuhff, so verschieden von den ihnen bekannten Chimpansé-Gehirnen erschienen sei, dass sie gleichzeitig ausgerufen: Das kann kein Chimpansé-Gehirn sein. Auch sei in der Sitzung der anthropolog. Gesellschaft zu Paris am 3. August 1876, wo er das betreffende Gehirn gleichzeitig mit drei Chimpansé- und einem Orang-Gehirn vorgezeigt habe, constatirt worden: que le cerveau, rapporté par le Docteur Nègre differait de la manière la plus évidente de ceux de tous anthropoides connus jusqu'alors.

Die in der Abhandlung ziemlich zerstreuten Gründe, auf welche Herr Broca diese Verschiedenheit seines angeblichen Gorilla-Gehirns von einem Chimpansé-Gehirn stützt, sind: 1 Die grössere Einfachheit der Windungen. 2 Die verschiedene absolute und relative Grösse der einzelnen Hirnlappen, nämlich die bedeutende Grösse des Stirnlappens und die dagegen auffallende Kleinheit des Hinterlappens, des oberen inneren Theiles des Scheitellappens pag. 28 und des viereckigen Lappens pag. 37). 3 Beim Chimpansé besitzt die Insel vier Windungen, bei diesem Gorilla nur drei pag. 39. Durch das Verhalten unter No. 2 soll sich dieses Gehirn am meisten unter allen anthropoiden Gehirnen an das des Menschen anschliessen, durch 1 aber den beiden anderen Anthropoiden nachstehen, so dass Herr Broca dem Gorilla die dritte Stelle unter den anthropoiden Gehirnen anweist (pag. 40).

Es ist sehr schwer sich aus solchen Grössen-Differenz-Angaben zwischen verschiedenen Gehirnen ein deutliches und bestimmtes Bild zu entwerfen. Die Abbildungen, und besonders photographische, genügen dazu auch durchaus nicht, da es bei ihrer Entwerfung gar zu sehr auf die Stellung des Objectes und den Gesichtswinkel, aus dem es aufgefasst und photographirt wird, ankommt. Ich habe z. B. in meiner Abhandlung über das Gorilla-Gehirn[1] bemerkt, dass bei

[1] Sitzungsberichte der mathem.-phys. Klasse der Münchener Akademie der Wissensch. 10. März 1877.

meinen Abbildungen an der Fig. I die Stirnlappen entschieden zu klein erscheinen, weil es mir besonders darauf ankam, die hintere Scheitellappengegend mit der sogen. ersten Uebergangswindung deutlich darzustellen, welche dagegen, in der Photographie von Pansch[1], ganz verkümmert erscheint. Meine Figur IV gibt die Ansicht des Hinterlappens etwas zu gross, u. s. w. Auch Messungen sind sehr wenig zu benutzen, da sich an den aus dem Schädel herausgenommenen Gehirnen die Verhältnisse gar zu sehr verändern, mag man die Gehirne noch so genau und sorgfältig behandeln. Das vorliegende Gehirn von Herrn Broca ist, wie man sowohl an den Zeichnungen als noch mehr an dem Abguss sieht, bedeutend verzerrt. Auch die Messungen sind an und für sich sehr schwierig anzustellen, da man meist gebogene Flächen vor sich hat, und ausserdem die Anlagestellen für das Messinstrument sehr unsicher sind.

Aus diesen Gründen ist auch Alles, was ich gegen die obigen Angaben des Herrn Broca zu erinnern habe, zu beurtheilen. Was aber diese Erinnerungen betrifft, durch welche zugleich die bedeutenden Unterschiede zwischen dem unzweifelhaften Hamburger Gorilla-Gehirn und dem in meinen Augen zweifelhaften Pariser Gehirn zur Sprache kommen werden, so sind dieselben folgende:

1. In Beziehung auf die Zahl und Ausbildung der Windungen im Ganzen übertrifft dieselbe bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn sowohl nach den Wahrnehmungen des Herrn Pansch als meinen eigenen, und nach aller Derjenigen, welche bei mir das Gehirn jenes Gorilla zugleich mit vier Chimpansé- und zwei Orang-Gehirnen gesehen haben, als Herr Rüdinger, Herr Kollmann, Herr J. und H. Ranke, Herr v. Gudden, Herr Forel u. A. diejenige dieser Chimpansé- und Orang-Gehirne so sehr, dass darüber bei keinem der Beobachter der geringste Zweifel bleiben konnte. Dasselbe tritt ebenso auf das evidenteste hervor, wenn man die Abbildungen und Modelle der beiden Gehirne von Herrn Broca und von mir betrachtet. Herr Broca verwirft wohl mit Recht die Photographie von Herrn Pansch, weil sie nur in $^2/_3$ der natürlichen Grösse ein irriges Bild über den Windungsreichthum gebe. Er verwirft auch mein Modell, weil es auf den Abguss der Schädelhöhle eines erwachsenen Gorilla aufbossirt sei, und genau genommen hat Herr Broca darin Recht. Allein natürlich fällt bei diesem Modell der Fehler auf die

[1] Abhandl. d. naturwiss. Vereins aus d. Gebiete der Naturw. Hamburg 1876.

entgegengesetzte Seite, einmal weil die Windungen zu weit von einander kommen, und daher wenigere zu sein scheinen, sodann auch deshalb, weil auch der sorgfältigste Modelleur nicht alle jene kleinen Ausbuchtungen und Windungen aufträgt, die gerade den Ausdruck des Reichthums mit bedingen, welchen das Gehirn selbst an sich trägt.

Ich muss mich aber doch gegen die Ueberschätzung dieser Fehler verwahren. Herr Broca schätzt in seiner ganzen Abhandlung den Hamburger Gorilla ganz entschieden viel zu jung, indem er ihn für 6 Monate alt erklärt. Ich weiss nicht wie Herrr Broca zu dieser Ansicht kommt, es sei denn aus einem wahrscheinlich sprachlichen Missverständniss, indem Herr Bolau in seiner Abhandlung über den Hamburger Gorilla pag. 6 sagt, dass derselbe bereits »ein halbes Jahr in der Gefangenschaft gewesen sei«, als er starb. Dass derselbe aber entschieden älter als ein halbes Jahr war, geht daraus hervor, dass er bereits alle zwanzig Milchzähne besass, was schwerlich bei einem erst halbjährigen Thiere der Fall ist, wenn die Zähne sich auch früher und schneller als beim Menschen entwickeln. Sodann war der betreffende Gorilla vom Scheitel bis zum After 37 Ctm. und vom Scheitel bis zur Ferse mit etwas gebogenem Knie 52 Ctm. lang, was ebenfalls schwerlich auf ein halbjähriges Thier passt: ich möchte dasselbe vielmehr eher anderthalb bis zwei Jahre alt schätzen. Dann aber hatte ich wohl nicht so Unrecht, wenn ich der Meinung war, dass das Gehirn nicht mehr so sehr viel grösser geworden sein, oder mit anderen Worten schon nahezu die Grösse eines gewöhnlichen erwachsenen Gorilla erlangt haben werde. Die von mir angestellten Messungen bestätigten auch diese Annahme, soweit sie dazu überhaupt berechtigten. Denn ich maass das in seiner Form sehr wohl erhaltene Gehirn 120 Mm. lang, 92 breit und 73 hoch, während der benutzte Schädel-Ausguss eines erwachsenen männlichen Gorilla 115 Mm. lang, 90 breit und 76 hoch ist, Unterschiede, die an und für sich sehr gering, gerade auf die gewöhnlichste Formveränderung eines herausgenommenen Gehirns zurücklaufen, dass es etwas länger und breiter und weniger hoch wird. Herr Dr. Bolau hat auf meine Bitte die Güte gehabt, mir aus dem Schädel des Hamburger Gorilla einen Ausguss anfertigen zu lassen. Ich sehe, dass derselbe allerdings in manchen Beziehungen von dem Schädelausguss, welchen ich von unserem alten männlichen Gorilla-Schädel habe machen lassen und zur Herstellung meines Hirnmodells nach dem Hamburger Gehirn benutzt habe, abweicht. Jener

Ausguss characterisirt dieses Gorilla-Gehirn entschieden als ein noch jugendliches, d. h. es ist ein mehr brachycephales, während das des älteren Gorilla den bestimmten dolichocephalen Character an sich trägt; das Gehirn ist rundlicher, die Stirn namentlich verhältnissmässig breiter etc. Allein die Grössenverhältnisse beider Schädel-Ausgüsse sind nichts destoweniger solche, dass durch die Uebertragung der Windungen des jüngeren Gehirns auf den Ausguss des älteren Schädels, keine irgend beachtenswerthe Täuschung über den Reichthum an Windungen entstanden sein kann. Denn während der Ausguss unseres alten Gorilla-Schädels die Zahlen 115 Mm. für die Länge, 90 für die Breite und 76 für die Höhe ergab, sind dieselben Maasse bei dem Ausguss des jungen Schädels 111, 96 und 75. Unzweifelhaft würde dieser letztere Schädel und dessen Gehirn bei längerer Lebensdauer und Wachsthum überhaupt in allen, gewiss aber vorzüglich in der Längendimension zugenommen, und dadurch ebenfalls einen mehr dolichocephalen Character angenommen haben.

Der Windungs-Reichthum bleibt daher bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn sehr gross und sehr verschieden von dem des Modelles des Pariser Gehirns. Andererseits bin ich aber auch nicht im Stande dieses Pariser Gehirn, verglichen mit dem anderer Chimpansés, auffallend arm an Windungen zu finden. Ich glaube, dass der Zustand dieses Gehirns viel dazu beiträgt und beigetragen hat, diesen Windungsreichthum zu unterschätzen; denn sowohl an den Abbildungen, als an dem Abguss, sieht man, dass die Furchen sehr weit klaffen und die Windungen daher weit von einander stehen, daher sie grösser und ihre Zahl geringer zu sein scheinen, als wenn sie dicht an einander geschlossen sind. Ich kann wenigstens versichern, dass unter den sechs Chimpansé-Gehirnen, welche ich bis jetzt in Händen hatte, keine waren, deren Windungs-Reichthum mir besonders viel grösser erschienen wäre, als der dieses angeblichen Pariser Gorilla-Gehirns.

2 Die absolute und relative verschiedene Grösse der einzelnen Gehirnlappen, deren genaue und zuverlässige Abschätzung ich wiederum für sehr schwierig halte. Herr Broca hebt für das Pariser Gehirn die, wie ihm scheint, bedeutende Grösse des Stirnlappens hervor, und wundert sich, dass dagegen weder Herrn Pansch noch mir die Kleinheit dieses Stirnlappens an dem Hamburger Gorilla aufgefallen sei. Ich habe schon gesagt, dass auf meiner Fig. I die Stirnlappen zu klein erscheinen, weil das Gehirn bei der photographischen Aufnahme stark nach vorn geneigt war. Doch habe ich

l. c. pag. 135 gesagt, dass mir das Hamburger Gorilla-Gehirn in Bezug auf die beiden oberen Stirnwindungen günstig gegen die Gehirne vom Orang und Chimpansé gestellt zu sein scheine, schon weil bei jenem die Fissura centralis viel stärker nach hinten geneigt verläuft, als dieses bei diesen beiden anderen Anthropoiden der Fall ist: aber in Beziehung auf die untere Stirnwindung, welche bei dem Hamburger Gorilla gar nicht zur Entwicklung gekommen ist, ist sein Stirnlappen entschieden schwächer entwickelt, als der des Orang und Chimpansé. Es ist wohl möglich, dass bei fortschreitendem Alter sich bei dem Hamburger Gorilla in dieser letzten Hinsicht die Sache etwas günstiger gestaltet haben würde, indem die untere Stirnwindung vielleicht an die Oberfläche getreten sein und dann die Insel vollständiger bedeckt haben würde. Ja ich würde mich deshalb gar nicht wundern, wenn vielleicht das nächste Gorilla-Gehirn, z. B. das Berliner, die untere Stirnwindung wieder in ähnlicher Weise, wie bei den beiden anderen Anthropoiden aufweisen würde. Aber interessant würde die Anordnung bei dem Hamburger Gorilla immer bleiben, und demselben jedenfalls keinen Vorzug vor dem Orang- oder Chimpansé-Gehirn in Bezug auf den Stirnlappen einräumen. Allein ich gestehe nun auch offen, dass ich dem Pariser angeblichen Gorilla-Gehirn durchaus keinen Vorzug vor dem Chimpansé- oder gar Orang-Gehirn in Beziehung auf den Stirnlappen zuerkennen kann, vielmehr scheint er mir ganz und gar mit dem der mir bekannten Chimpansé-Gehirnen rücksichtlich seiner Grösse übereinzustimmen. Dieses ist namentlich auch durch die Verlaufs-Richtung der Fissura centralis gegeben, welche bei dem Pariser Gehirn gerade so steil in die Höhe steigt, wie bei allen Chimpansé-Gehirnen, und bemerkenswerth verschieden von dem Hamburger Gorilla, wo sie, wie gesagt, stark nach hinten geneigt ist. Das Pariser Gehirn zeigt auch ganz die Anordnung der dritten Stirnwindung und das Verhältniss derselben und des sogen. Operculums zur Insel, wie bei allen Chimpansé-Gehirnen, worauf ich noch zu sprechen kommen werde.

Von dem Vorzwickel habe ich gesagt, dass er bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn wenig entwickelt sei, und dieselbe Angabe macht Herr Broca auch von dem Pariser Gehirn: allein ich kann den Unterschied beider von den Chimpansé- und Orang-Gehirnen doch nicht so gross finden, dass ich dadurch eine Uebereinstimmung beider als Gorilla-Gehirne und entscheidende Verschiedenheit des Pariser von einem Chimpansé-Gehirn erblicken möchte. Dasselbe ist der Fall

mit dem viereckigen Lappen. Solche Unterschiede fallen meiner Ansicht nach in die Breite der Individualität.

Dagegen ist der Hinterlappen bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn nicht nur im Ganzen grösser, sondern auch in seinen einzelnen Windungen viel entwickelter, als ich dieses bei irgend einem Chimpansé- oder Orang-Gehirn gesehen habe, während Herr Broca von dem Pariser Gehirn sagt, dass derselbe nicht nur kleiner als bei dem Chimpansé, sondern selbst kleiner als bei dem Orang und dem Menschen sei (pag. 28). Klein ist er allerdings bei diesem Gehirn sowohl nach den Abbildungen als nach dem Abguss, und dadurch ist dasselbe sehr verschieden von dem Hamburger Gorilla. Allein sehr verschieden in seiner Grösse von den anderen mir bekannten Chimpansé-Gehirnen finde ich ihn nicht.

In Beziehung auf den Schläfenlappen habe ich gesagt, dass derselbe bei dem Hamburger Gorilla sehr einfach ausgearbeitete Windungen besitze, einfacher als Orang und Chimpansé. Auch dieses finde ich bei dem Pariser Gehirn nicht, sondern ganz vollkommene Uebereinstimmung mit einem Chimpansé-Gehirn.

Die mediale Fläche beider Gehirne ist sehr verschieden von einander. Bei dem Hamburger Gehirn finde ich sie weit entwickelter in den secundären Furchen und Windungen als bei dem Pariser; bei diesem dagegen fast noch einfacher als bei Chimpansé-Gehirnen, doch scheint mir bei Fig. 5 der Abbildungen des Herrn Broca besonders ersichtlich, dass dieses Gehirn namentlich in der Länge sehr verzogen ist, wie dieses beispielsweise auch bei dem von mir abgebildeten Chimpansé-Gehirn Fig. III meiner Abhandlung über das Gorilla-Gehirn der Fall ist.

Was die Insel betrifft, so habe ich gesagt, dass dieselbe mir bei dem Gorilla-Gehirn ansehnlicher entwickelt erschienen als bei irgend einem anderen Affen. Sie besass fünf Windungen, drei stärkere vordere und zwei schwächere hintere. Herr Broca unterschied an dem Pariser Gehirn nur drei Windungen (pag. 39) und findet darin einen Unterschied von dem Chimpansé, welcher vier habe. Bei dem von mir beschriebenen Chimpansé-Gehirn[1]) habe ich bemerkt, dass die Insel zwar sehr vollkommen entwickelt vorhanden gewesen sei, aber kaum Spuren von Windungen gezeigt habe. Danach wäre das Pariser Gehirn wiederum dem eines Chimpansé ähnlicher als dem Hamburger Gorilla-Gehirn.

[1]) Sitzungsberichte d. Münch. Akad. d. Wissensch. v. 4. Febr. 1871.

Es fällt also dieser Vergleich des Hamburger Gorilla und des Pariser Gehirns des Herrn Broca in Beziehung auf die relative Ausbildung der einzelnen Hirnlappen, weit mehr zu Gunsten der Ansicht aus, dass letzteres ein Chimpansé-, als dass es ein Gorilla-Gehirn sei.

Es bleibt nun noch die Erwägung der individuellen Verschiedenheiten der Gehirne derselben Art übrig. Hier kann ich nur sagen, dass wir in Beziehung auf dieselben die Gehirne der Anthropoiden noch nicht hinreichend und zahlreich genug kennen, um wissen zu können, ob innerhalb derselben Art solche Verschiedenheiten vorkommen, dass durch sie die Verschiedenheiten zwischen dem Hamburger und Pariser Gehirn ihre Aufklärung finden würden. Bei den Menschen und den verschiedenen Racen derselben finden sich in der That so grosse Verschiedenheiten. Die Kenntnissnahme von sechs Chimpansé- und drei Orang-Gehirnen hat mich auch belehrt, dass sich sehr bemerkenswerthe Verschiedenheiten in der Anordnung der Furchen und Windungen der Gehirne verschiedener Individuen derselben Art finden, wie z. B. in der Anordnung der unteren Stirnwindung, der sogenannten Uebergangs-Windungen, auch der Centralwindungen. Allein Herr Broca sagt auch, dass dieselben nach unserer jetzigen Kenntniss bei den Anthropoiden weit geringer als bei dem Menschen seien (pag. 42). In der That, würden dieselben so weit gehen, wie die Verschiedenheiten zwischen dem Hamburger Gorilla- und dem Pariser Gehirn, dann könnten wir nur die Unterscheidung der Gehirne der drei Anthropoiden überhaupt aufgeben: denn so sehr gross sind dieselben nicht und bedürfen immer schon eines eingehenderen Studiums, um überhaupt beachtenswerth zu erscheinen.

Ich komme also zu dem Schlusse, dass, wenn wir nicht zwei Arten von Gorilla annehmen wollen, was mir noch nicht hinreichend gerechtfertigt zu sein scheint, das Pariser Gehirn kein Gorilla-Gehirn ist. Gibt es aber zwei Arten Gorilla, dann ist das Gehirn von Gorilla Savagii von dem der neuen Art des Dr. Nègre so verschieden, dass das Letztere dem eines Chimpansé weit näher steht, als dem des Gorilla Savagii.

---

Ich wende mich nun noch zur Besprechung eines mir besonders angelegenen Punctes der Abhandlung des Herrn Broca, das ist sein Urtheil und seine Auffassung über meine Ansicht von der unteren

oder dritten Stirnwindung der Affen überhaupt; dann der der Anthropoiden und endlich der des Gorilla. Von einem so sorgfältigen Beobachter und von dem Entdecker der wahrscheinlichen Beziehung dieser unteren Stirnwindung zu dem Sprachvermögen, hatte ich eine ganz besonders sorgfältige Erwägung jener meiner Ansicht erwartet. Herr Broca würdigt auch die Beziehung meiner Ansicht, dass die untere Stirnwindung den niederen Affen ganz fehle, bei den Anthropoiden nur zu einer schwachen Entwicklung komme, und bei dem Hamburger Gorilla namentlich nur auf einer sehr niederen Stufe der Ausbildung vorhanden sei, zu seiner Lehre von der Bedeutung dieser unteren Stirnwindung für das Sprachvermögen, sehr wohl (pag. 24). Allein das Resultut, zu welchem in dieser Hinsicht seine anatomischen Untersuchungen bei den Affen und bei dem angeblichen Pariser Gorilla-Gehirn kommen, ist ein ganz eigenthümliches. Denn während dieses Resultat sachlich vollkommen mit meiner Auffassung übereinstimmt, widerspricht Herr Broca doch derselben insofern, als er sagt, diese untere Stirnwindung existire auch bei den Affen, und erlange bei den Anthropoiden eine ganz ansehnliche Ausbildung, fehle namentlich auch nicht dem von ihm beschriebenen Gorilla.

Herr Broca beschreibt und bezeichnet nämlich in seiner Abhandlung und an diesem Pariser Gehirn ganz genau dieselbe kleine Windung als untere oder dritte Stirnwindung, welche auch ich an diesem Gehirn als solche beschrieben haben würde, und in meiner Beschreibung eines Chimpansé- und eines Orang-Gehirns als solche beschrieben und abgebildet habe. Es geht ferner aus seinen genaueren Angaben über die betreffende Furche, um welche die dritte Stirnwindung herum entwickelt ist hervor, dass diese dieselbe ist, welche ich als vorderen Ast der Fossa Sylvii bezeichnet habe, und dass diese den niederen Affen fehlt, also auch nothwendiger Weise die um dieselbe herumliegende Windung. Allein wahrscheinlich theils wegen sprachlicher Schwierigkeiten, theils weil Herr Broca bei seinem Gorilla-Gehirn diese dritte Stirnwindung vertheidigen zu müssen glaubte, hat er mir widersprochen, und dabei eine Lehre über den vorderen Ast der Fossa Sylvii entwickelt, welche, wie er meint, den Schlüssel zu der Verschiedenheit der Ansichten zwischen Herrn Pansch und mir in Beziehung auf diesen vorderen Ast der Fossa Sylvii und der um ihn sich herumziehenden dritten Stirnwindung liefert.

Ich bin in beiden Hinsichten nicht in der Lage Herrn Broca

beistimmen zu können, glaube aber, dass die Ansichten und Lehren eines so ausgezeichneten Beobachters sehr wohl eine genauere Besprechung verlangen und verdienen.

Herr Broca stellt nämlich pag. 18 u. folg. die Lehre auf, dass bei dem Menschen der vordere Ast der Fossa Sylvii zwei Zweige besitze, einen aufsteigenden hinteren und einen horizontalen vorderen, wobei er sogleich eine etwaige Verwechselung des ersteren mit der Fissura praecentralis (oder prérolandique wie er sie nennt abschneidet, von welch letzterer er ohngefähr dieselbe Ansicht hat wie ich. Die beiden von ihm bezeichneten Furchen sind wirklich Ausläufer des vorderen Astes der Fossa Sylvii und die dritte Stirnwindung legt sich so um sie herum, dass zwischen ihnen eine nach rückwärts gerichtete Windung in die Fossa Sylvii mit ihrer Spitze hereinragt und zur Bedeckung der Insel beiträgt.

Nun unterliegt es keinem Zweifel, dass bei dem Menschen die untere oder dritte Stirnwindung wegen ihrer starken Entwicklung sich so um den vorderen Ast der Fossa Sylvii in mehreren auf und absteigenden Zügen herumlegt, dass dieser vordere Ast durch die zwischen diesen Zügen sich bildenden secundären Furchen gewissermassen in mehrere Zweige zerlegt wird. Darunter befindet sich denn auch oftmals ein mehr senkrecht aufsteigender und ein mehr horizontal nach vorn verlaufender: Herr Ecker hat auch in seinen schematischen Darstellungen in seiner Schrift über die Hirnwindungen des Menschen, genau so wie Herr Broca jetzt in seiner pag. 21 gegebenen schematischen Darstellung, zwei solche ebenso gerichtete Furchen der dritten Stirnwindung abgebildet, aber nur die senkrecht aufsteigende, als aufsteigenden Ast der Fossa Sylvii, die horizontale gar nicht bezeichnet. Und ich glaube nun, dass letzteres ganz mit Recht nicht geschah: denn nach einer abermaligen Durchsicht einer grösseren Zahl menschlicher Gehirne sehe ich zwar wohl öfter zwei der secundären Furchen der dritten Stirnwindung in der beschriebenen und abgebildeten Weise verlaufen, allein es sind nicht nur meistens noch mehrere andere vorhanden, sondern oft verlaufen dieselben auch in ganz anderer Weise angeordnet, so dass ich diese Richtungen mehr für zufällige halten muss, wenn sie sich finden. Gewöhnlich steigt die dritte Stirnwindung, nachdem sie sich von dem unteren Ende der vorderen Centralwindung, abgezweigt hat, nach aufwärts, biegt sich dann gegen die Fossa Sylvii hin wieder zurück, wendet sich hierauf wieder nach oben und vorn, kehrt nochmals zur Fossa Sylvii zurück, macht noch einige schwächere Windungen, und läuft dann an dem hinteren Rande

der Orbitalfläche des Stirnlappens als vordere Grenze des Stammes der Fossa Sylvii aus. Und wenn das in so recht einfacher Weise erfolgt, so kommen jene beiden Zweige des vorderen Astes der Fossa Sylvii am meisten in der von Herrn Broca geschilderten Weise zu Stande. So wie sich aber der Verlauf etwas complicirt, so geht dieses Bild mehr oder weniger verloren.

Herr Broca lehrt nun (pag. 22) weiter, dass bei den niederen Affen (Pitheciern) keine der beiden genannten Furchen, also auch kein vorderer Ast der Fossa Sylvii vorhanden ist, demgemäss, wie mir scheint, auch keine dritte Stirnwindung vorhanden sein kann. Er widerspricht auch gleich mir (pag. 25 Note) der Ansicht des Herrn Meynert, dass sich bei den Fleischfressern ein solcher vorderer Ast der Fossa Sylvii findet. Bei den Anthropoiden, sagt Herr Broca, findet sich wenigstens einer jener Zweige; bei den Gibbons immer nur einer; bei den Orang und Chimpansé dagegen findet sich zuweilen auch die zweite: die Constante von beiden ist aber die horizontale, vordere; die hintere, aufsteigende, die, wie gesagt, oft ganz fehlt, ist bald gross ja selbst so gross und grösser als die erste, bald ist sie klein. Wenn die Spitze der Insel in der Fossa Sylvii sichtbar ist, so erfolgt dieses zwischen den beiden Schenkeln des horizontalen vorderen Zweiges; um diesen Zweig herum zieht sich die dritte oder untere Stirnwindung.

Diese Lehre auf das angebliche Pariser Gorilla-Gehirn angewendet, fährt Herr Broca fort, sieht man an ihm diesen horizontalen vorderen Zweig des vorderen Astes der Fossa Sylvii, um ihn herum die dritte Stirnwindung, und die Spitze der Insel zwischen ihren beiden Branchen. Der vordere aufsteigende Zweig ist nur ganz schwach in einer kleinen Einbiegung weiter nach hinten und oben angedeutet, in der Abbildung mit *m* bezeichnet. Bei dem Hamburger Gorilla, sagt er dann weiter, entspricht die Furche, welche Herr Pansch als vorderen Ast der Fossa Sylvii beschrieben hat, dem horizontalen vorderen Zweig, und die um denselben gelegte Windung ist die dritte oder untere Stirnwindung. Das was ich als schwache Andeutung des vorderen Astes der Fossa Sylvii beschrieben habe, entspricht nach Herrn Broca dem schwach entwickelten hinteren aufsteigenden Zweige. Man sieht, scheinbar ist alles applanirt, allerdings zu meinen Ungunsten.

Es scheint mir indessen unmöglich, die Erklärung des Herrn Broca anzunehmen, selbst wenn ich seinen Ansichten über die Fossa Sylvii folge. Wenn man die Abbildung des Herrn Broca mit der

des Herrn Pansch oder mit meiner vergleicht, ist es unmöglich die von Herrn Broca für seinen horizontalen vorderen Zweig der Fossa Sylvii bezeichnete Furche und die sich um dieselbe herumziehende Windung für identisch mit der von Herrn Pansch als vorderer Ast der Fossa Sylvii und die um dieselbe gelegte Windung zu halten. In der That thut das auch Herr Broca in Beziehung auf die Windung nicht. Denn er bezeichnet dieselbe Windung an dem Pariser Gehirn als zweite oder mittlere Stirnwindung, welche Herr Pansch an dem Hamburger Gehirn für die dritte erklärt. Was aber die betreffende Furche betrifft, so kann man, wenn man die Abbildungen des Gehirns von Hylobates bei Gratiolet oder bei mir, dann die Abbildungen von verschiedenen Chimpansé-Gehirnen, z. B. die meinige in meiner Beschreibung des Hamburger Chimpansé-Gehirns Nr. I, ferner die in meiner Abhandlung über das Gorilla-Gehirn befindliche Abbildung das Hamburger Chimpansé-Gehirns Nr. III, weiter die Abbildung Fig. 3 des angeblichen Pariser Gorilla-Gehirns in Herrn Broca's Abhandlung, und endlich die von mir gegebene Abbildung des Hamburger Gorilla-Gehirns Fig. II miteinander vergleicht, nicht in Zweifel bleiben, dass die, leider nur in meinen beiden zuletzt erwähnten Abhandlungen mit *B* bezeichnete Furche überall dieselbe ist. Bei den Chimpansé-Gehirnen und dem angeblichen Pariser Gorilla-Gehirn hält sie aber Niemand, auch Herr Broca nicht, für den vorderen Ast der Fossa Sylvii, sondern für die Fissura orbitalis. Nur bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn soll sie auf einmal der vordere Ast der Fossa Sylvii sein, weil sich keine andere deutliche Furche für dieselbe findet, obgleich sie allerdings, wie ich gezeigt habe, versteckt und sich in die Tiefe ziehend, vorhanden ist. Die Täuschung wird, wie ich das schon auseinandergesetzt habe, dadurch herbeigeführt, dass die Fissura orbitalis in ein wechselndes Verhältniss zu dem Stamm der Fossa Sylvii tritt. Ist die untere Stirnwindung mit dem vorderen Aste der Fossa Sylvii stark entwickelt, wie bei dem Menschen, dann beschränkt sich die Fissura orbitalis ganz auf die Orbitalfläche des Stirnlappens, und tritt in gar keine Verbindung mit der Fossa Sylvii. Ist aber der vordere Ast dieser letzteren Furche, und die um ihn herumgelegte untere Stirnwindung nur schwach entwickelt, wie bei dem Hylobates, Orang und Chimpansé, oder wie bei dem angeblichen Pariser Gorilla-Gehirn, dann zieht sich die Fissura orbitalis immer mehr an der Orbitalfläche des Stirnlappens nach hinten und aussen, und mündet immer weiter nach aussen in den Stamm der Fossa Sylvii, je unbedeutender die untere Stirnwindung entwickelt

ist. Endlich bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn, wo der vordere Ast der Fossa Sylvii nur sehr schwach ausgebildet und die kleine untere Stirnwindung in der Tiefe stecken geblieben ist, mündet die Fissura orbitalis ganz nach aussen in den Stamm der Fossa Sylvii, wo derselbe schon im Begriff ist sich nach hinten in seinen aufsteigenden hinteren Ast fortzusetzen. Jetzt sieht es so aus, und man könnte glauben, dass sie der vordere Ast der Fossa Sylvii sei, wie Herr Pansch angibt. Genau betrachtet sieht man übrigens immer noch, dass ihre Einmündung in die Fossa Sylvii nach einwärts gerichtet ist, und zwischen ihr und der nach hinten umbiegenden Fossa Sylvii die Insel liegt, was bei dem wirklichen vorderen Aste der Fossa Sylvii nie der Fall ist, da dieser immer oberhalb und vor der Insel sich abzweigt oder einmündet.

Um daher mit kurzen Worten diese Discussion zu schliessen, bin ich mit Herrn Broca in der Interpretation des Pariser Gehirns, seiner Abbildung und seines Abgusses ganz einverstanden, glaube aber nicht, dass dieselbe auf das Hamburger Gorilla-Gehirn im Sinne des Herrn Pansch eine Anwendung finden kann.

Entweder ist das Pariser Gehirn auch in dieser Hinsicht ein Chimpansé-Gehirn, mit welchem es ganz übereinstimmt, oder wenn es ein Gehirn einer zweiten Species Gorilla ist, so weicht diese auch in dieser Hinsicht von der Species Gorilla Savagii, welcher das Hamburger Gehirn angehört, bedeutend ab, und schliesst sich dem Genus Chimpansé an.

Sehr gespannt bin ich darauf, wie sich die Sache bei dem nun gestorbenen Berliner Gorilla verhalten wird, dessen Beschreibung wir ja bald von Herrn Hartmann erwarten dürfen. Wie ich schon früher bemerkt habe, halte ich es für sehr möglich, dass bei diesem oder einem anderen Gorilla die untere oder dritte Stirnwindung wieder zu Tage treten wird, entweder, was mir am wahrscheinlichsten, als Alters-, oder vielleicht auch nur als individuelle Verschiedenheit. Ich verweise dabei wiederholt auf das Verhalten der sogen. ersten Uebergangs-Windung oder meiner inneren oberen Scheitelbogenwindung, welche auch bald in verschiedener Stärke entwickelt zu Tage tritt, bald mehr oder weniger verkümmert in der Tiefe der Fissura occipitalis externa an ihrem Uebergang in die interna liegt. Bei dem angeblichen Pariser Gorilla-Gehirn verhält sich letztere, wie so oft bei dem Chimpansé, auf beiden Seiten verschieden: rechts liegt sie zu Tage, links in der Tiefe, während sie bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn auf beiden Seiten stark entwickelt und lateral ver-

laufend offen daliegt. Ich habe eben wieder durch die Güte des Herrn Dr. Mayer in Dresden das Gehirn eines zweiten jungen Chimpansé in Händen, wo sie auf beiden Seiten nicht sichtbar in der Tiefe verläuft.

Schliesslich will ich noch bemerken, dass Herr Broca die zweite oder mittlere Stirnwindung mit einer Wurzel von der Mitte der vorderen Centralwindung abgehen lässt, während ich diese mittlere Wurzel noch zu der oberen Stirnwindung hinzuziehe, die mittlere Stirnwindung aber von dem unteren Ende der vorderen Centralwindung gemeinschaftlich mit der unteren oder dritten kleinen Stirnwindung abgehen lasse. Als Grund für diese meine Ansicht habe ich pag. 129 meiner Abhandlung über das Gorilla-Gehirn bemerkt, dass die von den beiden oberen Wurzeln ausgehenden Windungszüge sich nach vorn so zu einer einzigen auf die Orbitalfläche übergehenden schmalen Windung vereinigen, dass sie mir unmöglich getrennt werden zu können scheinen. Ich habe aus demselben Grunde dasselbe auch schon bei dem Chimpansé- und Orang-Gehirn gethan, aber bei keinem derselben erscheint mir dieser Grund so einleuchtend und zwingend, als gerade bei dem Hamburger Gorilla-Gehirn. Vorläufig ist diese Differenz meiner Ansicht von der anderer Autoren noch von geringerer Bedeutung, vielleicht werden sich aber später Gründe für die Aufrechthaltung oder Verwerfung derselben ergeben. Wie die Sache jetzt steht, gehört nach meiner Auffassung bei den Affen die obere Fläche des Stirnlappens vorzüglich der oberen oder ersten Stirnwindung an: die Seiten- und Orbitalfläche jenes Lappens der zweiten oder mittleren: die dritte ist bei den Affen noch von ganz untergeordneter Bedeutung und erhält erst bei dem Menschen eine ansehnliche Entwicklung.

München, im Februar 1878.

Mittheilungen über Coelenteraten.

# Zur Phylogenie der Antipatharia.

Von

**G. v. Koch,**
in Darmstadt.

Mit Tafel V.

Schon seit mehreren Jahren versuchte ich durch genaueres Studium der Antipathiden ein Bild dieser eigenthümlichen Korallenfamilie und besonders einige Aufklärungen über ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu bekommen. Das erste Material, welches ich bearbeiten konnte, waren einige kleine Zweige von Antipathes larix, die mir im Frühjahr 1873 Herr Dr. Eisig in Neapel überliess und durch deren Verarbeitung ich, da sie sehr gut erhalten waren, über die Anatomie dieser Art ziemlich ins Klare kam, ohne jedoch im Verständniss der Phylogenie auch nur einen Schritt vorwärts zu kommen. Um mir deshalb genügendes und besonders auch lebendes Material zu beschaffen hielt ich mich im Frühjahr 1876 einige Zeit lang in der Zoologischen Station zu Neapel auf, konnte jedoch trotz aller Mühe kein einziges Exemplar einer Antipathide auftreiben. Da, kurz nach meiner Rückkehr nach Deutschland, sandte mir Herr Dr. Dohrn in Neapel, dem ich ebenso wie Herrn Dr. Eisig für seine Bemühungen mir Material zu meinen Arbeiten zu verschaffen sehr verbunden bin, eine ganze Anzahl sehr gut in Alkohol aufbewahrter Büsche von verschiedenen Korallen. Unter diesen befanden sich auch einige Aeste von Antipathes und mehrere Büsche von Isis, unter den letzteren trug einer noch mehrere Colonien einer parasitischen Actinie. Während ich nun zuerst die Lücken in meiner ersten Untersuchung von Antipathes larix ausfüllte wurde ich auch auf

die Actinie aufmerksam und konnte bald nachweisen, dass sie mit den Antipatharien in ziemlich naher Verwandtschaft steht. Aus diesem Grunde versuchte ich noch einmal das Verhältniss der Antipatharia zu den übrigen Korallen zu klären und hoffe, dass die im Folgenden gegebenen Thatsachen und Folgerungen dazu beitragen mögen das Dunkel, welches bis jetzt über den Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe lag, etwas zu lichten.

Ueber die Eintheilung der vorliegenden Arbeit habe ich nur mitzutheilen, dass zuerst eine Beschreibung von Antipathes larix Esper gegeben wird, dann eine solche der neuen Gattung Gephyra und dass dann auf diese ein drittes Capitel folgt, welches die Resultate meiner vergleichenden Studien über die Antipatharien enthält.

Ueber Untersuchungsmethoden etc. brauche ich kaum etwas mitzutheilen, da dieselben schon in einigen früheren Aufsätzen über Korallen geschildert wurden.

## 1. Beschreibung von Antipathes larix Esper [1].

Von dieser Art hatte ich als Untersuchungsmaterial eine Anzahl gut conservirter Aeste, welche für mich von der Zoologischen Station in Neapel gesammelt waren. Dieselben sind fast gerade, 20 bis 40 Cm. lang und tragen eine grosse Anzahl dünner, biegsamer, fast immer ungetheilter Zweige, welche in 6 Längsreihen angeordnet sind und fast genau senkrecht auf den Aesten stehen. Nur in einzelnen Fällen fand ich, dass ein Ast sich an seiner Spitze gespalten und zwei Gipfel getrieben hatte, welche aber im Vergleich mit dem ungespaltenen Ast ziemlich schwach und biegsam waren. Auch entdeckte ich an einigen Exemplaren einzelne Zweige, welche sich bedeutend verdickt hatten und ganz ähnlich wie die Aeste secundäre Zweige trugen, letztere waren aber immer sehr kurz und dünn. Die Färbung der Aeste, wenn sie vom Cönenchym befreit sind, ist ein dunkles Braunschwarz, die Zweige sehen heller braun und an ihren dünnen Enden fast gelblich aus. Die Polypen stehen in einer Reihe auf jedem Zweige und zwar so, dass sie alle mit ihrer oralen Seite nach der Spitze des Astes hin gerichtet sind. Polypen und Cönenchym erscheinen in Alkohol weiss, in

[1] Esper, Die Pflanzenthiere 1788—1806.

Nelkenöl werden sie so durchsichtig, dass man die inneren Theile ziemlich gut von aussen erkennen kann.

## Polypen.

Die Polypen von Antipathes larix sind nicht, wie bei den meisten andern Korallen cylindrisch, sondern sie erscheinen in der Richtung derjenigen Nebenachse, welche parallel der Zweigachse liegt, verlängert. Ihre Länge beträgt 2—3 Mm , ihre Breite circa 1,5 Mm. und ihre Höhe ungefär 1 Mm.[1]. Alle stehen in einer Reihe und sind durch kurze Zwischenstücke (»Cönenchym«) mit einander verbunden. — Die Mundöffnung der Polypen ist rundlich, oder häufiger länglich. Im letzteren Fall ist ihr längster Durchmesser parallel der kürzesten Achse (Querachse) oder, was dasselbe ist, senkrecht auf der Ebene, welche man durch die Hauptachse und Längsachse legen kann. In der Regel bildet der Mundtheil eine conische oder cylindrische Erhöhung auf der oralen Fläche der Polypen. Tentakel sind an jedem Polypen sechs vorhanden, welche so vertheilt sind, dass je zwei an den zwei Enden der Polypen, die übrigen zwei an den Enden der Querachse entspringen. Sie sind wie gewöhnlich einfache Ausstülpungen der Magenhöhle, haben conische Gestalt und circa 1 Mm. Länge und erscheinen auf der Aussenfläche mit kleinen Erhöhungen bedeckt, welche sich bei genauerer Untersuchung als Anhäufungen von Nesselkapseln ausweisen. Das Schlundrohr ist verhältnissmässig kurz, nahezu cylindrisch oder etwas conisch und wird von einer hohen Ectodermschicht ausgekleidet. Die Scheidewände sind in sehr verschiedenem Grade entwickelt. Vollkommen ausgebildet sind nur zwei, nämlich diejenigen, welche in der Längsachse liegen und den Polypen in zwei symmetrische Hälften theilen. Vier andere wenig entwickelte Scheidewände stehen so, dass sie mit den zwei grossen zusammen den Polypen in sechs Kammern theilen, deren jede einen Tentakel trägt. Vier noch weiter rückgebildete, kaum in den Magenraum hereinragende Scheidewände sind so angeordnet, dass sie der Längsachse zunächst stehen. Alle Scheidewände bestehen aus einer dünnen, hyalinen Bindesubstanzschicht, welche auf beiden Seiten vom Entoderm überzogen ist; ihr Rand ist bei den acht kleineren zugeschärft.

---

[1] Wie bei allen Maassangaben beziehen sich auch diese auf Spirituspräparate.

Die »Filamente« werden durch wulstförmige Verdickungen an den Rändern der 2 grossen Scheidewände gebildet. Sie sind nicht sehr hoch entwickelt, verlaufen am oralen Theil fast gerade und zeigen erst an ihrem basalen Ende einige unregelmässige Windungen. An den acht kleinen Scheidewänden konnte ich keine Spur von Filamenten auffinden.

Die Ovarien finden sich, wie die Filamente, auch nur an den grossen Scheidewänden. Sie liegen in dem breitesten Theil derselben und bilden dort eine Verdickung der Bindesubstanz, in der die Eier, immer durch eine dünne Schicht derselben getrennt, liegen. Die Eier sind bei meinen im Frühjahr gesammelten Exemplaren sehr gross und deutlich, mit Kern und Kernkörperchen und krümlicher Dottermasse. Samenkapseln habe ich nicht aufgefunden, ich glaube aber, dass dieselben wohl dieselbe Lage einnehmen werden wie die Eier.

Auf den histologischen Bau der Polypen und auch des Cönenchyms bin ich nicht genauer eingegangen, da mir lebendes Material nicht zur Verfügung stand und für meinen Zweck das hier Gegebene wohl ausreichen wird.

## Cönenchym.

Als »Cönenchym« fasse ich die basalen Theile der Polypen, sowie deren Fortsetzungen, welche die einzelnen Polypen mit einander verbinden, auf. Denkt man sich die Polypen weg, so hat das Cönenchym eines Zweiges die Gestalt eines dünnwandigen Schlauches, welcher von einer Bindesubstanzlamelle gebildet und aussen vom Ectoderm innen vom Entoderm überzogen wird. An der den Polypen entgegengesetzten Seite des Schlauches ist eine Längsscheidewand angeheftet, welche an ihrer freien Kante erweitert und cylindrisch ausgehöhlt ist. In dieser Aushöhlung liegt die hornige Achse und diese ist von einem Epithel überzogen, welches wahrscheinlich vom Ectoderm abgeleitet werden muss und welches ich im Nachfolgenden als Achsenepithel bezeichnet habe.

Das Cönenchym der Aeste trägt keine Polypen, ist aber sonst von dem der Zweige kaum verschieden.

## Achsenskelet.

Das Achsenskelet besteht aus einer hornigen, in dicken Stücken

schwarzen, in dünnen Lamellen gelb aussehenden Masse. Es ist sehr elastisch und zeigt immer blättrige Structur, welche auf Querschnitten und Querschliffen in Form concentrischer Streifung erscheint. — Sowohl Aeste als auch Zweige sind cylindrisch. Die Achse des Skeletes wird von einer ebenfalls cylindrischen Achsenhöhle eingenommen, welche in Aesten und Zweigen ziemlich von gleicher Dicke ist und durch dünne oft etwas unregelmässige Querscheidewände in kleine Kämmerchen getheilt wird. Dadurch, dass sich die Achsenhöhle in ihrem Durchmesser immer ziemlich gleich bleibt, während die Dicke der Aeste und Zweige sehr verschieden ist, erscheint die Hornsubstanz sehr verschieden entwickelt. So gleicht sie an den Zweigspitzen einer dünnen Lamelle, welche die Achsenhöhle umschliesst, während an den dickeren Aesten die letztere nur als ein dünner Markstrang zur Erscheinung kommt. — Die Achsenhöhlung der Zweige communicirt nicht mit der des Astes, auf dem sie sitzen, sondern beginnt erst in den äusseren Schichten der Hornsubstanz [1].

Die Oberfläche des Skeletes ist mit dornigen Hervorragungen besetzt. Letztere fallen an den dünnen Zweigen am meisten auf, weil sie dort verhältnissmässig viel grösser erscheinen als an den Aesten wo man sie als eine Art Granulirung bezeichnen könnte. — An dünnen Querschliffen durch die Aeste zeigt sich, dass die grössere Zahl der dornigen Fortsätze schon sehr frühe vorhanden ist, dass dieselben von jeder neuen concentrischen Zuwachsschicht wieder überzogen werden und dass sie dadurch eine immer stumpfere Spitze bekommen. So wird also der vorher geschilderte Befund erklärt [2].

---

## 2. Beschreibung von Gephyra Dohrnii m. [3]

Diagnose der Gattung Gephyra: Polypen mit mehr als

---

[1] Ueber ähnliches Verhalten bei Isis s. meine Arbeit in dieser Zeitschrift Bd. 4 Hft. 1.

[2] Kölliker bildet in seinen Icones histologicae Bd. II einen Querschnitt von einer Antipathesachse ab. Mir scheint diese Abbildung etwas roh ausgefallen zu sein, da sie das Ueberwachsen durch die Anwachsschichten nur sehr unvollkommen wiedergibt.

[3] γεφυρα. Brücke. Die Gattung, welche die Antipathiden mit den andern Korallen verbindet.

24 conischen Tentakeln, welche unter eine Ringfalte zurückgezogen werden können, sitzen einzeln oder zu Colonien vereinigt auf den Skeleten von Isis (und wohl auch anderen Gegenständen) und umgeben ihre Unterlage mit einer schwarzen in dünnen Schichten gelblichen, hornartigen Masse, welche von einem Theil des Ectoderms ausgeschieden wird und mit dem Achsenskelet der Antipatharien als homolog zu betrachten ist.

---

Diese Koralle zeigt am meisten Aehnlichkeit mit den echten Actinien und scheint auf den ersten Blick auch zu dieser Gruppe zu gehören. Erst wenn man die Befestigung auf ihrer Unterlage[1] näher betrachtet, erkennt man, dass sie in dieser Beziehung abweicht, indem sie nicht einfach aufsitzt, sondern mit ihrer Basis dieselbe umwächst und um sie eine hornartige unregelmässige concentrische Hülle ausscheidet. Die letztere scheint in ihrem Bau und ihrer Structur nicht von der Achsensubstanz der Antipatharia verschieden und ist, wie sich auf Querschnitten der Achse nachweisen lässt, ein Product des Ectoderms. Ob von diesem, dem Hornskelet des Stammes von Gerardia ähnlichen Skelet auch, wie bei der eben genannten Gattung, blos aus Hornsubstanz bestehende Aeste ausgehen können, muss einstweilen noch eine offene Frage bleiben. Mein Material war zu dürftig, um darnach eine Entscheidung treffen zu können. — Die Polypen stehen auf ihrer Unterlage theils einzeln, häufiger aber zu kleineren Gruppen vereinigt, welche dann durch basale Fortsätze »Cönenchym«? mit einander verbunden sind. Die Farbe der Polypen ist hellröthlich und wird in Alkohol weiss. — Der Fundort dieser Koralle ist der Golf von Neapel. Ich erhielt dieselbe von dort durch die Güte des Herrn Dr. A. Dohrn, des Gründers und Besitzers der Stazione Zoologica.

### Polypen.

Die Polypen sind von verschiedener Grösse zwischen 2 und 12 Mm. Scheibendurchmesser, erscheinen im ausgestreckten Zu-

---

[1] Bei den von mir beobachteten Exemplaren war dies immer Isis neapolitana m., die vielleicht mit Isis elongata Esper identisch sein wird.

stande cylindrisch oder auch umgekehrt kegelförmig und bilden zusammengezogen rundliche oder knopfförmige Warzen. Die Septa sind von aussen an dem durchscheinenden Körper als weisse Längsstreifen wahrnehmbar. — Tentakel sind nach einigen Zählungen an den grösseren Polypen circa 80 vorhanden. Sie sind conisch, bieten im Bau kaum etwas Bemerkenswerthes und stehen abwechselnd in concentrischen Reihen um den Mund. Jeder Tentakel entspricht einem Antimer. — Die Mundscheibe ist mehr oder weniger eben und ihr Rand bildet eine sehr muskelreiche Falte, welche bei der Contraction über die Tentakel gezogen wird und dieselben schützt. — Die Mundspalte ist in die Länge gezogen und wird von einem Wulst umgeben; ob dieselbe hinsichtlich ihrer Längsachse in irgend einer Beziehung zu der Lage der Isisachse steht, konnte nicht nachgewiesen werden. — Das Schlundrohr hat, mit der Mundöffnung übereinstimmend, einen elliptischen Querschnitt und wird von sehr hohen, eine Anzahl von Längswülsten bildenden Cylinderzellen ausgekleidet. Die Länge des Schlundes erreicht ungefähr die Hälfte von der Höhe der Polypenhöhlen. — Die Septen sind ziemlich dünnwandig und tragen an ihren freien Rändern die »Filamente« von gewöhnlicher Beschaffenheit. Ihre Muskulatur habe ich nicht genauer untersucht, ebenso wie ich auf deren Vertheilung im ganzen Körper wenig geachtet habe. — Geschlechtsorgane konnte ich an meinen wenigen Exemplaren nicht nachweisen. — Ectoderm und Entoderm zeigt wenig Besonderes; die Nesselkapseln sind etwas gekrümmt, circa 0,02 Mm. lang und besitzen einen langen Nesselfaden, der in enger Spirale aufgewunden ist. —

### Cönenchym.

Jeder einzelne Polyp zeigt an seiner Basis eine einfache oder lappige Ausbreitung, in welche sich die Polypenhöhle fortsetzt und in welche sich auch Fortsätze der Septen verfolgen lassen. Diese Verbreiterung umgibt die Isisachse in der Weise, dass sie dieselbe mit ihren Rändern umwächst, welche dann an ihren Enden mit einander verwachsen. Die Verwachsungsfläche zeigt auf Schnitten parallel zur Achse einen geschlängelten Verlauf und lässt deutlich die fest zusammenliegenden Ectodermzellen der Polypenwand erkennen, welche die Verschmelzungsstelle bilden s. Fig. 7 und 8). Auf gleiche Weise verwachsen die einzelnen Polypen mit einander. — Die, durch den Umwachsungsprocess von dem äusseren Ectoderm

getrennte und jetzt der Isisachse[1] aufliegende Ectodermschicht Achsenepithel scheidet dann um jene die hornartige Masse aus, welche das Achsenskelet von Gephyra bildet. —

### Achsenskelet.

Das Achsenskelet wird in Form horniger, concentrischer Blätter, die oft dunkle, unregelmässige Körper einschliessen, von dem Achsenepithel ausgeschieden, es ist an einzelnen Stellen dünn und bröcklich und erscheint dann mehr als organischer Schmutz. An anderen Stellen ist es aber dicker, zeigt eine bedeutendere Dichte und Elasticität und gibt auch in dünnen Schnitten regelmässige concentrische Anwachsstreifen und die gelbe Farbe der Hornsubstanz. Betrachtet man einen der eben geschilderten entkalkten Schnitte, so sieht man innerhalb des Horncylinders sehr deutlich die des Kalkes beraubte Bindesubstanz der Kalkglieder von Isis und im Centrum des Bildes ist gewöhnlich auch noch die Wand des Achsencanals als verdichteter innerer Rand des Bindegewebes zu sehen (Fig. 7 *E*).

---

## 3. Ueber die Phylogenie der Antipatharia[2].

Die Stellung der Antipatharien im natürlichen System und damit die Kenntniss ihrer Verwandtschaft mit den übrigen Korallen ist bis in die neueste Zeit eine sehr ungewisse. Auch ihre Trennung von den Gorgoniden und die Zutheilung zu den Hexakorallen konnte das Verwandtschaftsverhältniss nicht klarer machen. Ja, diese Umstellung beruhte vielleicht ursprünglich nur auf einem Irrthum, indem man die Sechszähligkeit aus den 6 scheinbaren Antimeren der echten Antipathes schloss, weil bei diesen gerade zufällig 6 Tentakel übrig

[1] Häufig wird nicht blos das nackte Achsenskelet der Isis, sondern auch noch Nadeln der Polypen, Cönenchymtheile und Anderes eingeschlossen, was mich schliessen lässt, dass die Gephyra auch auf noch lebenden Stocktheilen von Isis sich niederlässt.

[2] Man vergleiche dazu die im Vorhergehenden gegebenen Beschreibungen und auch noch besonders die Arbeiten von Lacaze Duthiers über Antipathes und Gerardia in den Annales des sciences naturelles. V. Serie, tome II u. IV. Ich habe daraus auch die Abbildungen Fig. 9 u. 10 copirt um die Uebersicht zu erleichtern.

geblieben, die anderen aber verkümmert sind. Erst durch die genauen Untersuchungen von Lacaze Duthiers an Gerardia, wurde die Zusammengehörigkeit der Hexakorallen und der Antipatharien klar und ihre Einordnung berechtigt, aber immer blieb, und zwar besonders wegen des eigenthümlichen Skelets der Antipatharien noch eine grosse Kluft zu überbrücken übrig. — Ich glaube nun in der Gephyra diejenige Form gefunden zu haben, welche auch hinsichtlich des Skeletes einen Anschluss der Antipathiden an die Hexakorallen gestattet und will im Folgenden versuchen, auf Grund des vorliegenden Materials die Abstammung des Antipathes von skeletlosen, den heutigen Actinien ähnlichen Hexakorallen nachzuweisen.

Betrachten wir zuerst die Polypen. Dieselben stimmen in ihrem anatomischen und histologischen Bau ganz mit manchen kleinen Actinienformen überein, nur sind von der Gephyra bis Antipathes einige Vereinfachungen, besonders in der Muskulatur, eingetreten, welche sich durch das zunehmende Kleinerwerden der Polypen und die Vereinigung zu grossen Büschen von vielen Individuen ohne Zwang erklären lassen. Die Tentakel haben sich, wohl aus demselben Grund[1], der Zahl nach sehr vermindert, sonst aber kaum geändert. Auch Mund und Schlundrohr zeigen keine auffallenden Unterschiede bei den 3 vorliegenden Formen. — Die Scheidewände zeigen bei allen viele Uebereinstimmung, besonders hinsichtlich der Lage der Eier und der Filamente[2]. Bei Antipathes sind nur zwei vollständig entwickelt, die übrigen acht sind mehr oder weniger verkümmert und zwar ist aus ihrer Lage und der Art ihrer Rückbildung zu ersehen, dass bei den Vorfahren von Antipathes deren 6, also auch so viele Antimeren vorhanden waren. Gerardia besitzt 24 Scheidewände und ebenso viele Tentakel. Gephyra nähert sich durch die, die Zahl 80 noch überschreitende Anzahl von Tentakeln und Scheidewänden schon sehr den Actinien.

Hinsichtlich des Cönenchyms ist zu bemerken, dass es bei Antipathes einen einzigen Schlauch darstellt, der das Achsenskelet umhüllt und dem an den Zweigen die Polypen aufsitzen. Bei Gerardia bildet das Cönenchym ein Netz von Canälen, welche die einzelnen Polypen mit einander verbinden. Dabei ist hervorzuheben,

---

[1] Man findet ja fast bei allen Korallenstöcken, dass mit der Grössenabnahme der Polypen dieselben auch einfacher werden und besonders die Tentakelzahl abnimmt.

[2] Sie zeigen in dieser Hinsicht auch mit Cerianthus grosse Uebereinstimmung.

dass die letzteren inselartig von einander abgetrennt erscheinen. Bei Gephyra sind die einzelnen Polypengebiete zwar miteinander verwachsen, doch konnten keine Verbindungsöffnungen nachgewiesen werden. Ob solche aber wirklich ganz fehlen, ist erst durch genauere Untersuchung dieser Korallenform festzustellen[1].

Die besten Aufschlüsse bietet die Bildung des Skelets. Dasselbe ist bei allen drei Gattungen hornartig, mit concentrischen Anwachsstreifen, in dicken Schichten schwarz, in dünnen gelb. Es wird bei Antipathes von einer Zellschicht (Achsenepithel) ausgeschieden, welche sich innerhalb der dünneren Bindesubstanzlamelle, die eine Fortsetzung der Polypenwand ist, befindet und weder mit Ectoderm noch mit Entoderm in Verbindung steht. Aehnlich scheint der Fall bei Gerardia zu sein, doch ist dort nachgewiesen, dass häufig die stärkeren und älteren Stämme nur eine Rinde bilden, welche eine Gorgonienachse einschliesst. Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei Gephyra, nur steht hier, wie leicht nachzuweisen ist, das Achsenepithel direct mit dem Ectoderm im Zusammenhang. Ausserdem bildet das Hornskelet keine eigenen Zweige, sondern erscheint immer nur als ein dünnerer oder dickerer Ueberzug am Skelete von Isis, wahrscheinlich auch anderer Korallen. —

Nach den eben zusammengestellten Thatsachen ergibt sich für die Phylogenese der Antipatharia folgende Stufenreihe als die wahrscheinlichste.

1. Weiche skeletlose Actinien schieden auf ihre Unterlage, durch das Ectoderm der Basis, Hornsubstanz aus.

2. Diejenigen der vorherigen Formen, welche auf dünnen cylindrischen Gegenständen aufsitzen, umwachsen dieselben und überziehen sie mit einer Hornsubstanzdecke, welche, im Fall die Polypen grössere Gruppen bilden, einen grösseren Theil der Unterlage im Zusammenhang überzieht.

3. Die vorhin einzeln und in Gruppen lebenden Polypen werden durch knospende Stolonen zu einem

[1] Es scheint die von mir untersuchte Colonie von einer Anzahl zu gleicher Zeit sich angesetzt habender Polypen entstanden zu sein und es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, ob die letzteren nicht auch durch Knospung oder Stolonenbildung sich zu Colonien vermehren können. Wenn dies nachgewiesen werden könnte, so ständen sich Gephyra und Gerardia noch viel näher.

Busch. Das Achsenskelet bleibt nicht immer ein Ueberzug, sondern lässt auch selbständige Aeste aus sich hervorgehen.

4. Es treten Rückbildungen an einzelnen Theilen der Polypen auf.

5. Die Polypenbüsche erhalten mehr Selbständigkeit in der Gestalt, indem das Achsenskelet keine Ueberzüge über andere Gegenstände mehr bildet. Die Polypen nehmen mit der Vermehrung ihrer Zahl an einem Busch an Grösse ab, womit eine Verkümmerung von Scheidewänden und Tentakeln verbunden ist.

Darmstadt, den 15. Juli 1877.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel V.

Fig. 1. Gephyra Dohrnii. — Mehrere Polypen von verschiedener Grösse und in verschiedenen Stellungen, auf einem Ast von Isis neapolitana m. (Isis elongata Esper?) sitzend. Natürliche Grösse.

NB. An einzelnen Stellen, die mit $\alpha$ bezeichnet sind, haben sich die Weichtheile etwas zurückgezogen und man sieht dort die schwarze Rinde, welche das Achsenskelet bildet.

Fig. 2. Ein fast ganz ausgestreckter Polyp von der Mundseite gesehen. Dreimal vergrössert. Bei $\beta$ sind die äussersten Tentakel von der Randfalte zum Theil überdeckt.

Fig. 3. Ein kleiner Polyp von dem die vordere Hälfte abgetrennt wurde und zwar so, dass rechts ein Tentakel durchschnitten ist. Vierfache Vergrösserung. — *r* Randfalte, *t* Tentakel, *s* Schlundrohr, *m* Scheidewand, *c* Magenraum, *a* horniges Achsenskelet, *i* Isisachse.

Fig. 4. Eine Scheidewand 20mal vergrössert, am freien Rande sieht man das obere, ziemlich gerade verlaufende, erst nach unten zu gewundene Filament.

---

Die Zeichnungen 1—6, 8, 11—19 sind nach Alkoholpräparaten gefertigt. Fig. 7 ist nach einem Schnitt durch einen entkalkten Ast von Isis, Fig. 9 und 10 sind, wie unten angegeben, nach dem lebenden Thier und Fig. 20 ist nach einem Schliff gezeichnet.

Fig. 5. Querschnitt eines Filaments. 40fach vergrössert. — *b* Bindesubstanz, *n* Entoderm, *m* Theil der Scheidewand.

Fig. 6. Querschnitt durch das Schlundrohr. 20fach vergrössert. — *e* Ectoderm, *b* Bindesubstanz, *n* Entoderm, *m* Scheidewände, *y* Längsachse des Mundes.

Fig. 7. Querschnitt durch einen basalen Fortsatz eines Polypen »Cönenchym«. 12mal vergrössert. — *e* Ectoderm, *e'* Achsenepithel, *b* Bindesubstanz, *m'* Fortsetzungen der Scheidewände, *a* horniges Achsenskelet, *i* Isisachse, *k* deren Achsencanal, *d* Verwachsungsstelle der basalen Ausbreitungen des Polypen.

Fig. 8. Ein Stückchen der vorigen Figur, 100fach vergrössert, um das Achsenepithel deutlicher zu zeigen. Buchstaben wie in der vorigen Figur.

Fig. 9. Ein Stückchen von Gerardia Lamarki Haime. Nach dem Leben und in natürlicher Grösse, die Polypen theils ausgestreckt, theils zusammengezogen. Copie Lacaze Duthiers[1]).

Fig. 10. Schnitt durch einen starken Ast von derselben Art und nach demselben Autor[1]). *a* Hornachse der Gerardia, *g* von der ersteren eingeschlossene Achse einer Gorgonia.

Fig. 11. Kurzes Stückchen eines Zweiges von Antipathes larix mit einem Polypen, der etwas seitlich von oben gesehen dargestellt ist. Vergrösserung circa 10fach.

Fig. 12. Ein Polyp von der Seite gesehen. Die vordere Hälfte ist so weit entfernt, dass die grossen Scheidewände noch erhalten sind. Die unterste Kante ist etwas nach unten zurückgeschlagen, um die Achse deutlicher zu zeigen. Vergrösserung circa 20fach. *o* Mund, *s* Schlundrohr, *w* Polypenwand, *t* Tentakel, *m* Scheidewände (auf dieser Figur nur die zwei grössten sichtbar), *f* »Mesenterialfilament«, *c* Magenhöhle der Polypen. *a* Achse mit ihrer Bindegewebshülle und Achsenepithel, *ov* Ovarium.

Fig. 13. Ein Polyp von der untern Seite gesehen, nachdem der basale Theil mit der Achse weggenommen ist. Man sieht die zehn Septa, Ovarium und Filamente. Bezeichnung und Vergrösserung wie bei der vorigen Figur.

Fig. 14. Querschnitt eines Polypen senkrecht zu der Längsachse nach der Linie *a b* Fig. 11. Vergrösserung 20fach. Buchstaben wie bei Fig. 12.

Fig. 15. Aehnlicher Querschnitt nach der Linie *c d*. Gleiche Vergrösserung und Bezeichnung wie bei Fig. 14.

Fig. 16. Theil eines Querschnitts nach der Linie *e f*. Es ist nur ein Theil der Polypenwand und das durchschnittene Septum mit Ovarium und Filament abgebildet. Vergrösserung 60fach. *e* Ectoderm, *n* Entoderm, *b* Bindesubstanz; die übrigen Buchstaben wie oben.

Fig. 17. Querschnitt in der Richtung *g h* Fig. 14. Vergrösserung 100fach. Buchstaben wie vorhin. Die zehn Scheidewände sind sehr deutlich zu sehen. Die Längsachse der Mundöffnung steht senkrecht zu der Längsachse des Polypen.

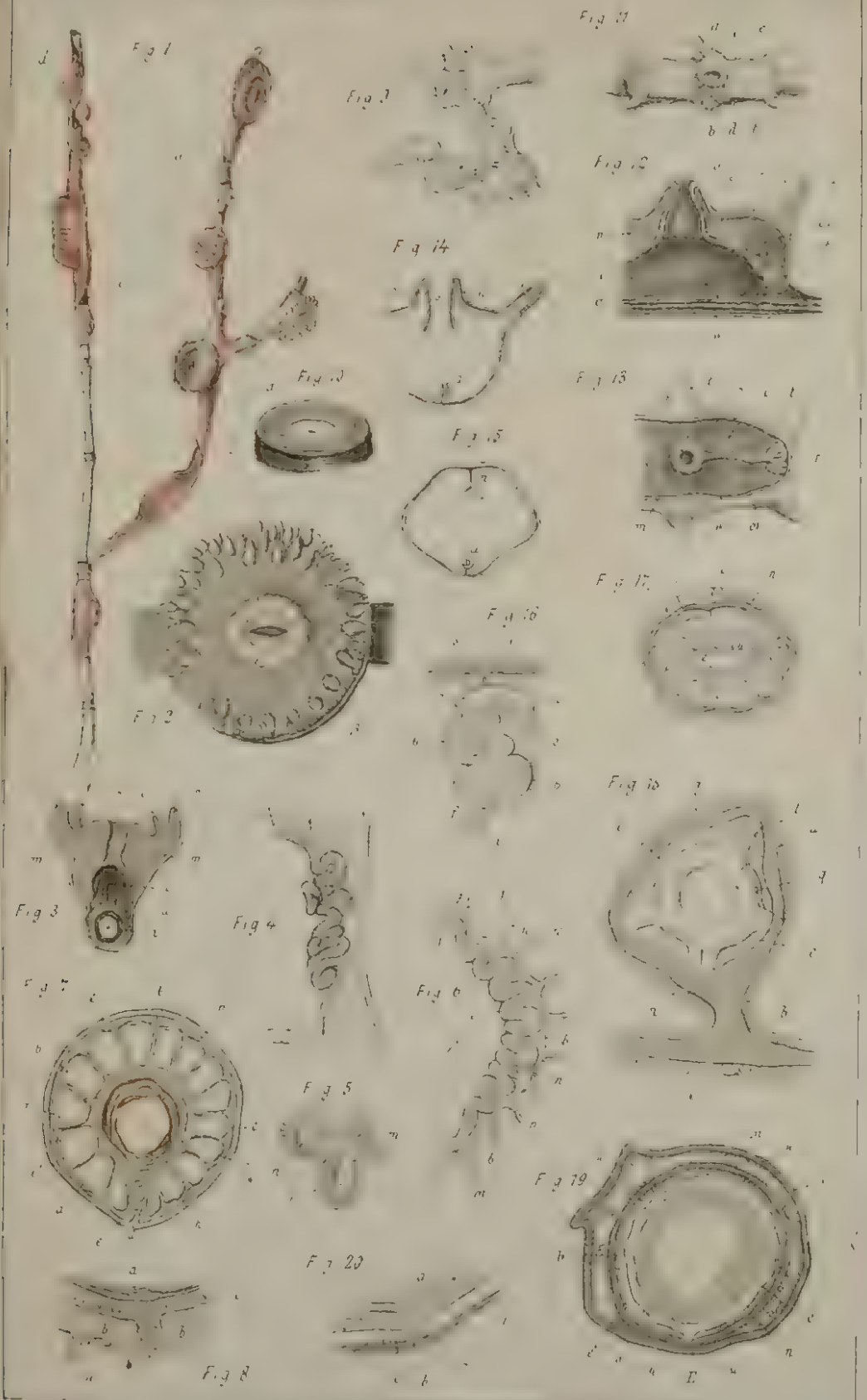
---

[1]) Annales des sciences naturelles V. Serie, tome 2 pl. 13 u. 14.

Fig. 18. Querschnitt durch die Achse eines Zweiges, nebst ihrer Hülle, der Lamelle, welche sie mit der basalen Wand des Polypen verbindet und einem Stückchen dieser Wand. $e'$ ist das Achsenepithel, $a$ die hornige Achse, welche hier vier Dornen trägt, $g$ die zarten Querwände der Achsenhöhle. Die übrigen Buchstaben wie bei den vorhergehenden Figuren. Vergrösserung 100fach.

Fig. 19. Querschnitt durch die etwas kolbig aufgetriebene, keine ausgebildeten Polypen tragende Spitze eines Zweiges. $a$ hornige Lamelle der Achse, $q$ innerer, noch mehr in Carminlösung sich dunkelroth färbender Theil der Achse. Die dem Magenraum des Polypen entsprechende Höhlung ist noch sehr wenig ausgedehnt, bei $\varepsilon$ schnürt sich später die Achsenhülle von der Polypenwand (Aussenwand des »Cönenchyms«) ab. Vergrösserung 150fach.

Fig. 20. Kleiner Theil eines Querschliffes durch einen Hauptast, welcher das Achsenepithel deutlich zeigt. Vergrösserung 200fach. Bezeichnung wie oben.




Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

# Ueber die Anlage und die Entwicklung des elastischen Gewebes.

Von

**Dr. Leo Gerlach,**

Docent der Histologie und Entwicklungsgeschichte und I. Assistent am anatomischen Institut zu Erlangen.

---

Mit Tafel VI u. VII.

Die Untersuchungen, welche über das erste Auftreten und die Bildung der elastischen Gewebselemente in der Literatur vorliegen, wurden fast ausnahmsweise mit Rücksicht auf das Bindegewebe angestellt Mit besonderer Vorliebe bediente man sich des Ligamentum nuchae von menschlichen oder Säugethier-Embryonen, und die hier gewonnenen Anschauungen wurden sodann auch auf die anderen Gewebe aus der Gruppe der Bindesubstanzen, in denen elastische Fasern sich vorfinden, übertragen.

So kam es, dass bei der Prüfung der genannten Fragen das Knorpelgewebe lange sehr stiefmütterlich behandelt wurde. Erst in neuerer Zeit wurde demselben eine grössere Aufmerksamkeit zu Theil, indem man anfing, die Entwicklung der elastischen Fasern auch in dem Knorpel genauer zu studiren.

Die vorliegenden Untersuchungen basiren ausschliesslich auf Beobachtungen, welche an dem elastischen oder Netzknorpel gemacht wurden. In erster Linie wurde dabei auf die Zellen des Knorpels geachtet, d. h. auf die Rolle, welche sie bei der Genese der elastischen Fasern spielen.

Auf diesen Punct wurde besonders deshalb Gewicht gelegt, weil die Anschauungen, welche sich über die Entstehungsart des elastischen Gewebes geltend machten, gerade in Bezug auf die Frage, ob die Zellen sich an dessen Bildung betheiligen, oder nicht, sehr

auseinander weichen. Es handelt sich dabei gewissermassen um eine quaestio principii, welche den Ausgangspunct der in Folgendem kurz zu erörternden Theorien bildet, und welche von den einzelnen derselben entweder in bejahendem oder verneinendem Sinne beantwortet werden musste.

Die älteste hier in Betracht kommende Annahme, wonach Kerne zu elastischen Fasern auswachsen könnten, fällt in eine Zeit, in der man die Persistenz von Zellen im reifen Bindegewebe noch nicht erkannt hatte. Als diese wichtige Thatsache nachgewiesen war, trat eine andere Theorie an ihre Stelle, welche von Virchow und Dondres aufgestellt wurde. Nach ihr sollten die elastischen Fasern aus Zellausläufern hervorgehen. Donders insbesondere, der ausser dem Bindegewebe auch das Knorpelgewebe in den Kreis seiner Beobachtungen zog, hat über die Entwicklung der elastischen Fasern ausführlichere Mittheilungen gemacht[1].

Für die Beurtheilung derselben ist der Umstand von Wichtigkeit, dass zu der Zeit, in welcher Donders seine Untersuchungen ausführte, die Zellmembran als ein jeder Zelle zukommender Bestandtheil galt, ohne welche man sich eine Zelle nicht denken konnte. In dieser Auffassung lag inbegriffen, dass die Ausläufer der verästelten oder spindelförmigen Bindegewebszellen, und seien diese auch noch so fein, ebenfalls von der Zellmembran umkleidet werden. Donders spricht sich nun dafür aus, dass derartige Zellausläufer in elastische Fasern übergehen könnten, dass sie aber in diesem Falle keinen eigentlichen Zellinhalt mehr besitzen, sondern vielmehr nur Fortsetzungen der Zellmembran darstellen. Auf diese Weise werden die elastischen Fasern direct von der Zellmembran abgeleitet, die auch in Betreff ihrer chemischen und physikalischen Eigenschaften mit ersteren die grösste Uebereinstimmung zeige. Auch die ganze Zelle könne durch Zunahme der Membran auf Kosten des Zellinhalts und unter allmäligem Schwinden des Kerns in eine elastische Faser umgewandelt werden. Derartige Vorgänge konnte Donders auch an Knorpelkörperchen beobachten. Nach ihm gehen daher die elastischen Fasern aus Zellmembranen hervor, indem entweder dieselben Ausläufer aussenden, oder indem die ganze Zelle sich in der angegebenen Weise in eine elastische Faser umwandelt.

Das allmälige Anwachsen der elastischen Substanz, die, um

[1] Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. III pag. 318 und Bd. IV pag. 242.

nochmals hervorzuheben, Donders so ziemlich mit der Zellmembran identificirt, denkt sich derselbe in folgender Weise. So lange die aus einer Zelle hervorgehende elastische Faser noch nicht durchaus solid geworden ist, sondern noch Reste des ursprünglichen Zellkörpers in sich birgt, findet eine innere Ablagerung statt: später dagegen muss man annehmen, dass die Faser durch Ablagerung auf ihre äussere Fläche an Dicke zunehme, wobei jedoch die Möglichkeit einer intramolecularen Deposition — Verdickung durch Intussusception — nicht ausgeschlossen werden dürfe.

Die Virchow-Donders'schen Anschauungen konnten jedoch nur vorübergehend Boden fassen: sie wurden bald verdrängt durch eine Theorie, welche die Theilnahme der Zellen an der Bildung der elastischen Fasern absolut negirte, indem sie die Anlage derselben in die Grundsubstanz verlegte. Dieser Theorie wurde bis in die neueste Zeit die allgemeine Anerkennung zu Theil: sie ging über in die histologischen Lehrbücher, und in den gangbarsten derselben [1] findet man zur Zeit noch angegeben, dass die elastischen Fasern aus einer stellenweisen Verdichtung und Härtung der Intercellularsubstanz hervorgehen, dass ihre Bildung durch eine Umsetzung leimgebender Substanz erfolge. Als Vertreter dieser Ansicht sind H. Müller [2], Henle [3], Reichert [4], Kölliker, Leydig, Frey u. A. zu nennen, von denen die meisten durch Untersuchung des Ligamentum nuchae von Embryonen zu den genannten Schlussfolgerungen gelangten: nur von Reichert wird als Stütze derselben auch die Entwicklung des Ohrknorpels angeführt, jedoch macht derselbe über die dabei stattfindenden Vorgänge keine näheren Angaben.

Rabl-Rückhard [5], welcher den Ohrknorpel menschlicher Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien untersuchte, ist der Erste, welcher eine methodisch durchgeführte Untersuchung über die Entwickelung des elastischen Knorpels geliefert hat. Als Anhänger der eben besprochenen Theorie ist Rabl-Rückhard der Ueberzeugung, dass die elastischen Gewebselemente in der Grundsubstanz

---

[1] Leydig, Lehrbuch der Histologie der Thiere und des Menschen 1857. pag. 27.
Kölliker, Handbuch der Gewebelehre 1867. pag. 71.
Frey, Lehrbuch der Histologie und Histochemie. 1876. pag. 254.

[2] Bau der Molen, Würzburger Verhandlungen Bd. 10. pag. 132.

[3] Canstatt's Jahresberichte 1851. pag. 29.

[4] Müller's Archiv, Jahresbericht für 1852. pag. 95.

[5] Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv 1863. pag. 41.

durch eine locale Umwandlung derselben entständen, und scheint wohl deshalb nicht sonderlich auf das Lageverhältniss der Knorpelzellen zu den werdenden elastischen Fasern geachtet zu haben, auf das nach ihm, wie ich später eingehender erörtern werde, O. Hertwig aufmerksam gemacht hat. Es kam ihm hauptsächlich darauf an, zu eruiren, ob die elastischen Fasern des Knorpels unmittelbar als solche angelegt würden, oder ob die aus der Umwandlung der Grundsubstanz hervorgegangenen Elemente zuerst in Form von Körnern auftreten, welche sich erst nachträglich zu elastischen Fasern vereinigen würden.

Zur Entscheidung dieser Frage untersuchte Rabl-Rückhard ausser dem embryonalen Ohrknorpel auch noch den theils hyalinen theils elastischen Arytaenoidknorpel vom Rinde. In diesem sind körnige Stellen vorhanden, welche es bei oberflächlicher Beobachtung wahrscheinlich machen könnten, dass es sich hier um Uebergangsstadien aus Körnern in elastische Fasern handle. Dieselben sind nicht zu verwechseln mit anderen auf den ersten Blick ebenfalls körnig erscheinenden Stellen, welche sich bei genauerer Prüfung als ein dichtes Gewirr von feinsten sich durchflechtenden elastischen Fasern herausstellen; aus diesen schiessen strahlenartig längere elastische Fasern hervor, die in der hyalinen Substanz durch Anastomosen miteinander verbunden sind.

Während demnach die letztgenannten Stellen der Grundsubstanz aus einem dichten Netzwerke feinster elastischer Fasern bestehen, muss den zuerst erwähnten körnigen Trübungen der Intercellularsubstanz eine andere Bedeutung beigelegt werden. Sie sind denjenigen Bildern an die Seite zu stellen, welche im Rippenknorpel älterer Leute, neben den scheinbar fibrillär gewordenen Partien der Grundsubstanz vorkommen, und werden deshalb von Rabl-Rückhard als Vorläuferstadien von Erweichungsprocessen betrachtet, welche schliesslich zur Höhlenbildung führen. Solche kleine Höhlen finden sich in dem hyalin gebliebenen Theil des Arytaenoidknorpels vielfach vor; sie sind angefüllt mit einer grossen Anzahl von feineren und gröberen Körnern, welche eine lebhafte moleculare Bewegung zeigen, und mit Fetttropfen, Krystallen und Kalkconcrementen untermischt sind.

Da durch diese Erweichungsvorgänge die Untersuchung sehr beeinträchtigt wird, hält es in dem Arytaenoidknorpel des Rindes schwer, die Entstehungsweise der elastischen Fasern mit vollständiger Sicherheit aufzuklären. Viel günstigere Verhältnisse bietet da-

gegen der fötale Ohrknorpel dar. Hier trifft man zwar auch zuweilen auf feinkörnige Fettablagerungen; doch ist diese Erscheinung eine relativ seltene, und tritt erst zu einer Zeit auf, wo schon eine reichliche Menge elastischer Fasern vorhanden ist. Sie fehlt dagegen in sehr frühen Entwicklungsstadien, bei denen die Grundsubstanz eine ausserordentliche Durchsichtigkeit besitzt. In dieser konnte Rabl-Rückhard nirgends auch nur eine Spur von Körnern auffinden, welche für die Neubildung und Vergrösserung der elastischen Fasern hätte Schlüsse ziehen lassen: es erfolgte vielmehr die erste Anlage der letzteren in dem vorher völlig hyalinen Knorpel gleich in Gestalt von äusserst zarten sehr zahlreichen Fäserchen, welche einen zur Fläche der Ohrmuschel senkrechten Verlauf einhalten. Auf diesen Befund hin spricht sich Rabl-Rückhard am Schlusse seiner Abhandlung dahin aus, dass die elastischen Fasern in der Grundsubstanz unmittelbar als solche angelegt werden.

Ich komme nun zu den neueren Arbeiten, welche die Genese der elastischen Fasern betreffen. Bei diesen macht sich eine entschiedene Rückkehr zu den älteren Anschauungen von Virchow und Donders geltend. In den zunächst zu besprechenden Untersuchungen finden wir nämlich wieder die Meinung vertreten, dass die elastischen Fasern ihren Ursprung von Zellen ableiten, nur wird dies in etwas anderer Form ausgesprochen, wie von Virchow und Donders. Die jungen elastischen Fasern sind nicht Zellausläufer in dem gewöhnlichen Sinne des Wortes, noch sind sie Fortsätze einer Zellmembran, sondern sie verdanken ihr Dasein jener Fähigkeit der Zellen, welche M. Schultze in seinem berühmten die ganze Zellenlehre von Grund aus umgestaltenden Aufsatze: »Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe« mit dem Namen: formative Thätigkeit des Protoplasmas belegt hat[1].

Der eine der beiden Autoren, welche ich hier im Sinne habe, Boll, kommt in seiner Untersuchung über den Bau der Sehne[2] zu dem Schlusse, dass das elastische Gewebe von Zellen abstamme. Es sind die eine mehr abgeplattete Form besitzenden Zellen des Bindegewebes, deren Protoplasma fast völlig verschwinden kann, während an seine Stelle eine klare elastische Platte tritt. Ueber den Zusammenhang dieser die Fibrillenbündel umkleidenden elastischen Zellplatten mit den feinen elastischen Fasern der Sehne gibt

[1] Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv. 1861. pag. 1.
[2] Max Schultze's Archiv Bd. 7. pag. 275.

Boll weiter an: »Ich kann allerdings nicht behaupten, dass alle intrafasciculären elastischen Fasern mit den Zellplatten in Verbindung stehen: aber sehr oft habe ich Reihen von Zellplatten gesehen, wo ganz deutlich vom Leibe der Zellplatten feine elastische Fasern ausgingen und in das Innere der Bindegewebsbündel eindrangen. Bemerkenswerth ist, dass, während ganze Reihen von Zellplatten hiervon keine Spur zeigen, nicht weit davon Zellenreihen liegen, wo jede einzelne Zellenplatte eine nicht unerhebliche Anzahl derartiger Fasern entsendet«[1].

Während die Angaben Boll's auf an der Sehne gemachten Beobachtungen beruhen, hat O. Hertwig die Entwicklung des elastischen Gewebes im Knorpel untersucht[2]. Wie Rabl-Rückhard wählte auch Hertwig hierzu den Ohrknorpel, gelangte jedoch in Bezug auf die erste Anlage der elastischen Fasern in demselben zu wesentlich anderen Ergebnissen, als jener. Er fand nämlich in dem Ohrknorpel eines menschlichen Fötus von 18 Cm. Länge, der sich in einem früheren Entwicklungsstadium befunden zu haben scheint, wie der von Rabl-Rückhard untersuchte, dass die in Gruppen beisammen liegenden Knorpelzellen reihenförmig angeordnet sind; oft werden mehrere Zellen von einer gemeinsamen Höhle umschlossen. Die Reihen sind so gestellt, dass sie eine senkrecht von Perichondrium zu Perichondrium gezogene Linie mehr oder weniger einhalten, in welcher Richtung ein lebhafter Theilungsprocess der Zellen statt zu finden scheint. Die elastischen Fasern, deren Bildung in diesem Stadium erst an einzelnen Stellen des Ohrknorpels begonnen hatte, sind den erwähnten Zellreihen unmittelbar angelagert: sie besitzen eine ausserordentliche Feinheit, und werden, da sie dem Protoplasma der Zellen dicht anliegen, von demselben verdeckt, so dass sie zumal bei Anwendung schwächerer Vergrösserungen leicht übersehen werden können. Seitliche Aeste schicken die vollkommen glatten glänzenden Fasern nicht ab.

Bei einem wenig älteren menschlichen Embryo von 22 Cm. Länge fand Hertwig die elastischen Fasern schon reichlicher entwickelt. Sie waren stärker geworden, und lagen gedrängt neben einander dicht oberhalb, unterhalb und seitlich von den Zellen. Einen queren Verlauf einhaltend, werden sie gegen das Perichondrium allmälig feiner, und enden zwischen den Zellen des letzteren.

Die bei menschlichen Embryonen gemachten Beobachtungen

---

[1] l. c. pag. 298.

[2] Max Schultze's Archiv Bd. 9. pag. 80.

konnte Hertwig auch bei frisch geworfenen Kaninchen, sowie im Ohrknorpel von Rindsembryonen bestätigen. Immer fand er in diesen frühen Stadien die neugebildeten feinen elastischen Fasern den Zellen dicht angelagert. Sehr überzeugend waren Zerzupfungspräparate von Querschnitten durch das Ohr, bei denen an den Rissenden oft elastische Fasern frei hervorragten, welchen hier und da noch Zellen anklebten. Ebenso fanden sich an Flächenschnitten die quer durchschnittenen elastischen Fasern immer dicht an den äussern Contour der Zellen angedrängt.

Diese Befunde kann Hertwig nicht mit der Ansicht vereinbaren, wonach das elastische Gewebe durch eine Umwandlung zuerst gebildeter homogener Knorpelgrundsubstanz ins Leben gerufen werde. Es scheinen ihm vielmehr die geschilderten räumlichen Verhältnisse bei der Entstehung der elastischen Fasern dafür zu sprechen, dass das Protoplasma der Zellen, die elastische Substanz gleich als das fertig bilde, als was wir sie auch später finden. »Es ist dieselbe formative Thätigkeit des Protoplasmas, der die elastische Substanz ihr Dasein verdankt, wie dieselbe im fibrillären Bindegewebe den Fibrillen den Ursprung gibt.«

Eng an die Arbeit von Hertwig schliesst sich die Untersuchung Deutschmann's an, welcher bezüglich der in Rede stehenden Fragen den Arytaenoidknorpel des Rindes untersuchte[1]. Von grosser Wichtigkeit sind die Angaben desselben über das Aussehen der Knorpelzellen, welche an den Entwicklungsstätten der elastischen Formelemente, d. h. an den Uebergangsstätten vom hyalinen zum Netzknorpel gelegen sind. Dieselben sind ihm seiner Zusammenstellung nach unter folgenden Formen zur Beobachtung gekommen:

1) »Zellen, deren Kapsel diffus feinkörnig war, und als feinkörniger Ring von verschiedener Breite erschien.

2) Zellen, deren Kapselzone feine radiär gestellte Streifchen enthielt.

3) Zellen, deren Zellprotoplasma feinkörnig war, und auch streifig.

4) Vereinigung und Verschmelzung beider Zustände in Kapsel und Zellprotoplasma mit einander.

5) Faserung der ganzen Zelle.

6) Vollkommene Faserung der Knorpelzelle und Anastomosirung dieser Faserung mit der aus einer andern Zelle hervorgegangenen.

---

[1]) Reichert's u. du Bois-Reymond's Archiv 1873. pag. 732.

7 Fortsetzung der Körnung in die hyaline, die Zelle umgebende Substanz.

8 Uebergang dieser Körnung in feinstkörnige Linien, die sich als Anfänge elastischer Fasern documentirten«.

Bei der Deutung dieser einzelnen Zellformationen geht Deutschmann von der Ansicht aus, dass die Knorpelkapsel als modificirte peripherische Protoplasmaschicht ein Attribut der Zelle bildet. Er spricht sich über die Genese des Netzknorpels dahin aus, dass die Bildung der elastischen Fasern von der ganzen Knorpelzelle — Kapsel sowie Protoplasma — ausgehe. Wer von beiden letzteren den ersten Anstoss gebe, lässt Deutschmann unentschieden; er hält es jedoch für wahrscheinlich, dass der Process in der Knorpelkapsel seinen Anfang nehme, weil der körnige Kapselcontour keiner in der Umwandlung begriffenen Zelle fehle, während das Zellprotoplasma oft noch ganz unverändert sei.

Während die drei letztgenannten Autoren die Entwicklung der elastischen Fasern auf die Zellen zurückführen, fehlt es auch nicht an neueren Arbeiten, in denen die gegentheilige Ansicht vertreten ist. So hat v. Brunn[1] die Bildung derjenigen elastischen Fasern, welche er im Epiphysenknorpel junger Thiere nahe an der Verknöcherungsgrenze zwischen den reihenweise angeordneten Knorpelzellen auffand, und die er elastische Stützfasern des ossificirenden Knorpels nennt, lediglich der Grundsubstanz des Knorpels zugeschrieben. Eine Entstehungsweise auf der Oberfläche des Protoplasmas im Sinne von Hertwig glaubt er zurückweisen zu müssen, da er sich nicht von dem Zusammenhang dieser Fasern mit Zellen überzeugen konnte.

Auch Kollmann hat sich in neuester Zeit, gestützt auf Beobachtungen, welche er an der Bindesubstanz von Mollusken, sowie an myxomatösen Geschwülsten machte, gegen eine directe Betheiligung der Zellen bei der Genese der Bindegewebsfibrillen sowohl als der elastischen Fasern erklärt[2].

---

[1] Reichert's u. du Bois-Reymond's Archiv. 1874. pag. 1.

[2] Kollmann, Structurlose Membranen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Sitzungsberichte der math. phys. Classe der k. bayer. Akad. d. Wissenschaften. 1876. Heft II. pag. 163.

Häutchenzellen u. Myxom. Virchow's Archiv. Bd. 68. pag. 575.

In diesen Arbeiten macht Kollmann den Versuch die verschiedenen Formen der Bindesubstanzen in Betreff ihrer Genese auf das Gallertgewebe zurückzuführen. Bei den Wirbellosen bleibe dasselbe entweder als solches erhalten, oder es verdichte sich mit elastischer Beschaffenheit. Bei den Wirbelthieren

Ein gewichtiger Gegner ist ferner den Hertwig'schen Anschauungen in Ranvier erwachsen. In seinem Traité technique d'histologie spricht sich derselbe für eine Ablagerung der elastischen Substanz in Form von Körnern aus, welche sich erst später zu Fasern vereinigen. Dies sei in der innersten Lamelle der Scheide grösserer Nerven sehr gut zu beobachten. Die in derselben liegenden elastischen Platten schicken radienförmig verlaufende Fasern ab, an denen sich die den Verschmelzungsstellen der einzelnen Körner entsprechenden Einschnürungen deutlich wahrnehmen lassen, so dass die Fasern dadurch ein rosenkranzartiges Aussehen erhalten[1].

Bemerkenswerth sind ferner die Angaben Ranvier's, welche die Uebergangsstätten des hyalinen in den elastischen Knorpel der Cartilago arytaenoidea betreffen[2]. An dünnen mit Osmiumsäure behandelten Schnitten, welche an diesen Stellen durch den Arytaenoidknorpel eines Hundes gefertigt wurden, beobachtete Ranvier Zellen, welche von einem körnigen Hofe umgeben waren, von dem aus Verlängerungen von der gleichen Beschaffenheit nach allen Richtungen ausstrahlten. Bei stärkerer Vergrösserung zeigte sich, dass diese körnigen Ringe aus zerstreuten, sowie aus reihenförmig geordneten Körnern, ferner aus halsbandartigen elastischen Fasern, die augenscheinlich durch Vereinigung der Körner entstanden waren, und endlich aus geradlinigen parallelen elastischen Fasern sich zusammensetzten. Im Arytaenoidknorpel junger Hunde sah Ranvier Zellkapseln, bei denen der eben erwähnte Process erst im Anfang begriffen war. Rings um die Kapsel lagen körnige Höfe, aus äusserst feinen Körnern bestehend, während auch an der Innenseite der Kapsel zwischen ihr und dem Zellkörper eine Schicht grosser Körner sich befindet, welche sich durch ihre regelmässige Lage sowie durch ihre in Folge wechselseitigen Druckes bewirkte polyedrische Gestalt auszeichnen. Was diesen letzteren Körnern für eine Bedeutung zukomme, darüber lässt nach Ranvier der gegenwärtige Stand der Wissenschaft kein Urtheil zu: doch ändere dies nichts an der Schlussfolgerung, welche man aus den geschilderten Beobachtungen zu ziehen habe, dass nämlich die Umwandlung der hyalinen Substanz in der unmittelbaren Umgebung der Zellkapseln stattfinde, sowie dass die elastische Substanz zuerst in Form von Körnern erscheine.

---

verändre sich das Gallertgewebe nach zwei chemisch und morphologisch verschiedenen Richtungen hin, indem es sich 1) in elastische und gleichzeitig 2) in leimgebende Substanz umwandle.

[1] Traité technique d'histologie pag. 401. [2] l. c. pag. 411.

welche unter allmäligem Anwachsen sich mit einander zur Bildung von elastischen Fasern vereinigen.

Wir sehen, dass Ranvier, obschon er es vermeidet, sich über die Natur der den Zellen unmittelbar anliegenden Körner auszusprechen, sich damit doch um einen bedeutsamen Schritt in Beschreibung und Abbildung den von Deutschmann gemachten Befunden nähert. Dass Beide in der Deutung weit aus einander weichen, hat wohl darin seinen Grund, dass Deutschmann im Laufe seiner eingehenderen Untersuchung im Arytaenoidknorpel des Rindes frühere Entwicklungsstadien zu Gesicht bekommen hat, als Ranvier, welche ihn auf die Betheiligung des Zellprotoplasmas bei den in Rede stehenden Vorgängen hinwiesen.

Es bleibt mir noch übrig, der erst jüngst erschienenen Abhandlung von Schwalbe[1]) zu gedenken, aus der wir äusserst wichtige Aufschlüsse über die feinere Structur, sowie über die moleculäre Zusammensetzung der elastischen Fasern erhalten. In Bezug auf die vorliegende Frage nimmt Schwalbe folgende Stellung ein: Er bestreitet den Ursprung der elastischen Fasern aus Fortsätzen von Zellen, glaubt jedoch letzteren bei der Genese derselben eine grosse Bedeutung zuerkennen zu müssen. Im Hinweis auf eigene Beobachtungen am Nackenbande von Rindern, dessen elastische Fasern in allen Zeiten nachweisbare Auflagerungen von Zellen zeigen, sowie auf die Hertwig's am Ohrknorpel, und die Ranvier's und Deutschmann's am Arytaenoidknorpel hält Schwalbe es für erwiesen, dass die elastischen Ablagerungen sei es in Form von Fasern oder Körnern auf der Oberfläche der Zellen stattfinden. Es bleibe daher freigestellt, ob man dieselben als einseitige Ausscheidungen, oder als Umwandlung der peripheren Partieen des Zellprotoplasmas auffassen wolle.

Werfen wir nun einen Rückblick auf die angegebene Literatur, so ist unschwer zu erkennen, dass, wie bereits im Eingange hervorgehoben, die Meinungen hauptsächlich in einem Puncte nach zwei verschiedenen Richtungen auseinander gehen, indem sich die Discussion fast ausschliesslich um die Frage dreht, welche Rolle die Zellen bei der Bildung der elastischen Substanz spielen. Ich sehe davon ab, in welcher Gestalt die letztere zuerst auftritt, und formulire die beiden Ansichten dahin:

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss des elastischen Gewebes. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 2. pag. 236.

1) Die elastischen Formelemente entstehen in der Grundsubstanz ohne jegliche Betheiligung der Zellen.

2) Die Genese des elastischen Gewebes ist an Zellen gebunden, da dessen erste Anfänge stets im Zusammenhange resp. in unmittelbarer Berührung mit Zellen sich vorfinden.

Die zweite Ansicht gliedert sich wieder in mehrere Unterabtheilungen:

a) Die elastische Substanz — hier kommen nur deren faserigen Elemente in Betracht — geht aus Zellausläufern hervor, welche eine Umwandlung erfahren haben.

b) Sie ist ein Ausscheidungsproduct des Zellprotoplasmas.

c) Sie ist aus peripheren Partieen des Protoplasmas durch die formative Thätigkeit der Zellen entstanden.

d) Sie geht an der Oberfläche der Zellen aus der Grundsubstanz in der Weise hervor, dass von ersteren auf die unmittelbar an sie grenzenden Partieen der Grundsubstanz ein modificirender Einfluss ausgeübt wird, oder mit andern Worten: Es wandeln sich die an die Zelle anstossenden Theile der Zwischensubstanz von dieser beeinflusst in elastische Substanz um.

Während die erste dieser 4 Auffassungen als die älteste von Virchow und Donders vertreten wird, stützen sich die drei übrigen auf diejenigen Befunde, bei denen die neugebildeten elastischen Elemente in ihren ersten Anfängen an der Oberfläche der Zellen angetroffen wurden. Denn diese Bilder lassen jede der 3 Deutungen zu, da es unmöglich ist, ohne weitere Anhaltspuncte sich für eine von ihnen zu entscheiden, ohne den beiden anderen die gleiche Berechtigung zugestehen zu müssen. Bei jeder dieser hypothetischen Entstehungsweisen muss die neugebildete Substanz der Zelle angelagert erscheinen.

Kollmann weist daher mit Recht darauf hin[1]), dass das von Hertwig betonte Lageverhältniss der elastischen Fasern zu den Zellen des fötalen Ohrknorpels nicht beweisend dafür sei, dass dieselben durch die formative Thätigkeit der Zellen, aus Protoplasmatheilen derselben sich gebildet hätten, und stellt dem gegenüber seine Annahme auf, dass die Fasern aus der wenn auch nur spärlich bereits vorhandenen Zwischensubstanz entstanden seien, wobei allerdings ein von Seiten der Zellen sich geltend machender Einfluss unzweifelhaft wäre, dagegen deren directe Betheiligung in Abrede gestellt werden müsse.

---

[1]) Structurlose Membranen pag. 190.

Ebenso gut, wie Kollmann in seiner Weise könnte ich die von demselben Object gewonnenen Bilder, die ich in Fig. 5 u. 6 wiedergegeben habe, dahin deuten, dass die elastischen Fäserchen auf einseitige Ausscheidungen des Protoplasmas zurückzuführen sind, welches an den andern Stellen der Zelloberfläche unbeirrt fortfahre, die Intercellularsubstanz zu bilden.

Dies eine Beispiel mag genügen, um zu zeigen, wie elastische Ablagerungen an der Oberfläche von Zellen nichts Beweisendes für eine bestimmte Entstehungsweise haben, vielmehr drei verschiedene Deutungen offen lassen können. Ganz dasselbe gilt auch von den übrigen an dem Ligamentum nuchae oder anderen Objecten gemachten Beobachtungen, bei denen Zellen gesehen wurden, welchen elastische Fasern noch anhafteten. Die ursprüngliche Anlage derselben kann man sich nach jeder der drei erwähnten Entstehungsarten denken; immer werden die ersten Anfänge der Faser der Oberfläche von Zellen anliegen müssen. Ist dieselbe einmal angelegt, so hat die Zelle ihre Aufgabe erfüllt, das weitere Wachsthum geht ohne directes Zuthun derselben vor sich, indem die Faser sich hauptsächlich der Länge nach vergrössert. Sie kann weiterhin mit benachbarten Fasern verschmelzen, wodurch stärkere Fasern zu Stande kommen. Durch nur stellenweise Vereinigung entstehen Anastomosen und damit elastische Fasernetze, die auch wieder an Stärke zunehmen können. Ist dies in grösserem Maasse der Fall, so wird es dann schliesslich zur Bildung von gefensterten Membranen kommen, wie wir sie in der Wandung von grösseren Gefässen finden. Aus dem Gesagten geht hervor, dass wir die Vergrösserung und Anhäufung der einmal angelegten elastischen Substanz stufenweise verfolgen können; wir sehen, dass es dabei einer nachweisbaren Mithülfe von Seiten der Zellen nicht bedarf. Anders dagegen steht es mit der Anlage und dem ersten Auftreten der elastischen Elemente, und hierzu dürften wohl, wie aus den übereinstimmenden histologischen Befunden zu schliessen, die Zellen den Anstoss geben.

Die Frage, ob bei Erfüllung dieser ihrer Aufgabe die Zellen der betreffenden Gewebe in ihrer Grösse Einbusse erleiden, ob sie gänzlich aufgebraucht werden, hat von Seiten der verschiedenen Autoren nur eine geringe Berücksichtigung erfahren; und doch ist gerade sie von grosser Wichtigkeit, wenn man zwischen den genannten drei Entstehungsweisen zu wählen hat. Denn aus einem reducirten Volumen solcher Zellen, an deren Oberfläche sich die besprochenen Vorgänge abspielen, darf man schon mit einiger Wahrscheinlichkeit

schliessen, dass es Stoffe der Zelle selbst sind, aus denen die neugebildete Substanz entsteht, und die Annahme einer Art von Contactwirkung, welche die Zellen an gewissen Stellen, oder mit ihrer ganzen Oberfläche auf die angrenzende Grundsubstanz ausüben sollten, um dadurch deren Umbildung resp. Verdichtung einzuleiten, möchte weniger stichhaltig erscheinen. Lässt sich ferner darthun, dass Zellen, deren Oberfläche mit elastischer Substanz bedeckt ist, allmälig ganz zu Grunde gehen, so wird dies nur in der Weise erklärt werden können, dass die Zellen das Material hergeben müssen, aus dem die neu entstehenden Formelemente sich bilden.

Während demnach ein Aufbrauch und vollständiges Untergehn des Protoplasmas einer Zelle einen an deren Oberfläche stattfindenden Verdichtungsprocess der Grundsubstanz in hohem Grade problematisch machen würde, so wäre dadurch auf der anderen Seite ein Fingerzeig gegeben, wie man sich zwischen den beiden weiteren Möglichkeiten, ob die elastischen Ablagerungen durch die formative Thätigkeit des Protoplasmas, oder durch Ausscheidung nach Art einer Cuticularbildung zu Stande kommen, zu entscheiden habe. Letztere Annahme ist meiner Ansicht nach unhaltbar, wenn es sich herausstellt, dass die Bildung der elastischen Substanz an der Zelloberfläche nicht auf ein gewisses Maass beschränkt bleibt, sondern die Zellen so lange in deren Production fortfahren, bis nur noch der Kern vorhanden, dann auch dieser schwindet, und schliesslich aus der ganzen Zelle eine elastische Masse geworden ist. Sicherlich wird in diesem Falle nicht mehr von einer Ausscheidung die Rede sein können, sondern es sich um eine Metamorphose der Zellsubstanz selbst handeln müssen.

Von sämmtlichen Untersuchern ist Deutschmann der einzige, welcher über eine partielle und totale Umwandlung des Zellprotoplasmas berichtet, und diese seine Angaben durch Abbildungen illustrirt. Wir ersehen aus ihnen, dass einzelne Zellen in dem Arytaenoidknorpel des Rindes theilweise, oder bereits vollständig in eine körnige oder faserige elastische Masse umgeformt worden sind. Leider ist die Darstellung, welche Deutschmann von diesem Umbildungsprocesse gibt, keine durchaus erschöpfende, indem es schwer hält, sich über manche Puncte eine klare Anschauung zu bilden. Hauptsächlich ist es die Frage, ob die Umwandlung in elastische Substanz in der Zellkapsel, oder im Protoplasma beginnt, über die Deutschmann sich in unbestimmter Weise äussert; doch wird als das Wahrscheinlichere angenommen, dass der Process in der Knorpel-

kapsel seinen Anfang nehme, da die körnige Beschaffenheit derselben, »der körnige Kapselcontour« keiner in der Umwandlung begriffenen Zelle fehle, während oft das Zellprotoplasma noch ganz unverändert sei. Wie schon erwähnt, sieht Deutschmann die Kapsel als ein Attribut der Zelle an, und ist in Folge dessen geneigt, sie als peripheren Bestandtheil der Zelle zuerst der Umbildung anheim fallen zu lassen. Da ich nun bezüglich der Zugehörigkeit der Kapseln zu den Knorpelzellen mit Deutschmann nicht übereinstimme, sondern dieselben nach dem Vorgange von M. Schultze und Remak, deren Auffassung wohl allgemeinen Anklang gefunden hat, als zuletzt gebildete Partieen der Intercellularsubstanz betrachte, so wollte mir nicht recht in den Sinn, dass die in der Kapsel beginnende Umwandlung später erst auf die Zelle übergreifen sollte.

Gerade auf diesen Punct warf ich daher bei der vorliegenden Untersuchung mein Augenmerk, und es gelang auch über denselben mit Hülfe der Goldmethode, durch welche sich bei geeigneter Anwendung eine dreifache Färbung erzielen lässt, eine vollständig klare und befriedigende Anschauung zu gewinnen. Ich vermochte den Process der Umbildung von den ersten Anfängen an auf das genaueste zu verfolgen, und so das Zustandekommen derjenigen Erscheinung, welche Deutschmann den körnigen Kapselcontour nennt, aufzuhellen.

Die dreifache Färbung, welche man mittelst der Tinction feiner durch den Arytaenoidknorpel geführter Schnitte mit schwachen Lösungen von Goldchloridkalium erhält, äussert sich in der Weise, dass die Zellen einen violetten, die elastische Substanz einen schiefer- oder grünlich-grauen Ton annehmen, während die Grundsubstanz weisslich bleibt, oder leicht bläulich erscheint.

Die Goldlösung, deren ich mich bediente, besass eine Stärke von 1 : 10000 $H_2O$: in derselben blieben die frisch angefertigten Schnitte ungefähr 9—10 Stunden liegen, dann wurden sie in leicht angesäuertem Wasser ausgespült, und hierauf in Glycerin dem Lichte exponirt; die erwähnte Färbung fing ungefähr am dritten Tage an sichtbar zu werden. Um zum Ziele zu gelangen, scheint es gerathen, die Schnitte nicht länger, als die angegebene Zeit, in der Goldflüssigkeit zu lassen, da sonst die Tinction zu stark wird, wodurch die elastischen Elemente statt einer schiefergrauen eine dunkelviolette Farbe erhalten. Leider hat man es auch bei der genauesten Befolgung des geschilderten Verfahrens wegen der Unsicherheit der Goldmethode nicht in der Hand, immer die gewünschte Färbung hervorzurufen, indem gar manche Tinction nicht gelingt. Doch wird

man durch solche Schnitte, bei denen es geglückt ist, für andere Misserfolge reichlich entschädigt. Denn es bedarf keiner besonderen Erörterung, dass bei dieser dreifachen Färbung die elastischen Elemente von den ersten Stadien ihres Auftretens an sich mit grosser Deutlichkeit, sowohl gegen die Grundsubstanz, als gegen die Zellen abheben müssen.

Von den anderen Tinctionsmethoden, welche hier ausser der Goldfärbung in Betracht kommen, kann ich die Behandlung von Schnitten mit Picrocarmin, oder mit Osmiumsäure, oder eine combinirte Anwendung der beiden letzteren Methoden empfehlen; dagegen habe ich mit der von Hertwig angegebenen Doppelfärbung mit Carmin und Anilinblau[1] keine guten Erfahrungen gemacht.

Ich gehe nun über zur Beschreibung der Bilder, welche mittelst der Goldmethode erhalten wurden. Als Untersuchungsobject diente in der ersten Zeit nur der Arytaenoidknorpel des Rindes, und zwar die dem processus vocalis nahe gelegenen Partieen desselben, auf deren Schilderung ich mich vorerst beschränken will.

Das erste, was an derartigen Präparaten auffiel, waren Gebilde von kugeliger oder länglich runder Gestalt, welche eine schiefergraue oder grünlich graue Farbe angenommen hatten. Ihre Beschaffenheit war keine homogene, sondern eine körnige und von ihrer Peripherie gingen Fasern radienförmig nach allen Richtungen hin ab, welche den gleichen Farbenton zeigten. Diese Fasern waren nicht immer continuirlich tingirt, sondern häufig fanden sich hellgebliebene Lücken, so dass hieraus ein gestricheltes Aussehen resultirte, ähnlich dem, welches die feinen Nervenfibrillen der Cornea nach Goldfärbung erhalten. Viele dieser rundlichen Gebilde besassen in ihrer Mitte einen etwas anderen Farbenton, indem die schiefergraue Färbung allmälig centralwärts einer helleren mehr violetten Farbe Platz gemacht hatte. Man findet diese in ihrer Form an die grünen Schalen essbarer Kastanien erinnernden Kugeln selten vereinzelt, meist immer in Gruppen von 4—8 bei einander liegend. Ihre Grösse ist, wie ein Blick auf Fig. 1 zeigt, eine sehr wechselnde; die kleineren werden von den grösseren um das Doppelte bis Dreifache übertroffen.

Um eine kürzere und bezeichnende Ausdrucksweise für die besprochenen höchst characteristischen Bildungen anwenden zu können, will ich sie in Folge Faserkugeln benennen. Die von ihnen abgehenden Fasern sind theils kurz und zart, theils stärker und länger;

[1] l. c. pag. 82.

in letzterem Falle greifen die von zwei benachbarten Kugeln abgehenden Fasern in einander, und verbinden sich durch Anastomosen. Zwischen und in der Umgebung der Faserkugeln liegen häufig, ohne mit ihnen im Zusammenhange zu stehen, vereinzelt oder gruppenweise Fäserchen, welche die gleiche Färbung aufweisen: sie kommen von benachbarten Faserkugeln, welche nicht in den Schnitt gefallen sind: nur wenige von ihnen verlaufen streckenweise der Schnittfläche parallel, die meisten durchsetzen den Schnitt in mehr oder weniger schiefer Richtung.

Die von den Faserkugeln abgehenden Fasern sind mitunter sehr lang und zuweilen gelingt es, einige derselben auf grössere Strecken hin bis zu solchen Partieen des Arytaenoidknorpels zu verfolgen, welche bereits in ausgesprochener Weise die Structur des Netzknorpels zeigen. Man kann dann in diesen glücklichen Fällen den Uebergang jener Fasern in das elastische Netzwerk deutlich wahrnehmen. Auch dieses hatte bei einigen Präparaten den gleichen grüngrauen Farbenton angenommen; meistentheils jedoch waren die Fasern desselben entweder überhaupt nicht, oder dunkelviolett gefärbt.

Was die in der Umgebung der Faserkugeln gelegenen Knorpelzellen betrifft, so zeigten die meisten, abgesehen von den verschiedenen Schrumpfungserscheinungen, kein von dem gewöhnlichen abweichendes Verhalten. Ihre Farbe ist eine violette, der Kern dunkler gehalten. Eine verhältnissmässig geringe Zahl von Zellen dagegen hat eine bald mehr bald weniger tiefgreifende Veränderung erlitten. Die am häufigsten zu beobachtende Umänderung besteht darin, dass die Zelle zwar ihre äussere Gestalt vollkommen bewahrt hat, aber anstatt ihrer violetten Färbung durchaus schiefergrau geworden ist; das fein granulirte Protoplasma ist in eine körnige, stellenweise streifige Masse übergegangen: ein Kern ist nur äusserst selten bei scharfer Einstellung auf die Mitte der Zelle zu sehen. Diese schiefergrauen Klümpchen, welche die Zellform noch beibehalten haben, gehen, wie sich unschwer verfolgen lässt, in kleine Faserkugeln über. Man braucht sich einfach von den letzteren die radienförmig ausstrahlenden Fasern entfernt zu denken, so hat man das Bild eines je nach der ursprünglichen Zellform länglichen oder rundlichen Kügelchens vor sich. Indem dieses sich allmälig vergrössert, und aus ihm nach allen Richtungen Fasern hervorschiessen, entsteht eine Faserkugel.

Ferner sind an gelungenen Goldpräparaten Zellen zu beobachten, welche zwar noch unverändertes violett gefärbtes Protoplasma besitzen,

daneben aber eine bald grössere bald geringere Menge graugrüner körniger Substanz neben sich in ihrer Höhle bergen. Zu dem noch unveränderten Protoplasma steht die graue Substanz bezüglich ihrer Menge in umgekehrt proportionalem Verhältniss. Findet sich die letztere nur in Spuren vor, dann ist am meisten Protoplasma erhalten, das in dem Maasse schwindet, in welchem die grau gefärbte Substanz zunimmt. Zur Illustration des allmäligen Anwachsens der letzteren dient Fig. 2, in welcher ich Zellen, die sich in den verschiedenen Stadien des zu schildernden Processes befinden, zusammengestellt habe.

Wir sehen bei *a*, *b*, *c* dieser Abbildung, wie die graue körnige Substanz in ganz geringer Menge an der Oberfläche des Zellkörpers aufgetreten ist. Ihrer Gestalt nach stellt sie eine rundliche oder unregelmässig umgrenzte Scheibe dar, welche zwischen dem Protoplasma und der Wandung der Zellhöhle liegt. Bei den auf einer oder zwei Seiten mehr spitz auslaufenden Knorpelzellen sitzt die Scheibe besonders gern dem einen Zipfel der Zelle haubenförmig auf (Fig. 2 *d*). Indem nun an den Rändern der Scheibe sich mehr und mehr graue körnige Substanz anlegt, wächst sie der Fläche nach, und überzieht immer grössere Strecken der Zelloberfläche. Es können diese Substanzanlagerungen entweder überall gleichmässig oder an einigen Stellen besonders rasch erfolgen; in diesem Falle sieht man dann von der Scheibe einzelne oder mehrere Fortsätze abgehen (Fig. 2 *e*). In einem weiteren Stadium hat das Flächenwachsthum der Scheibe einen so hohen Grad erreicht, dass beinahe die ganze Zelle von ihr umschlossen ist (Fig. 2 *f*). Schliesslich hat die körnige Masse die Zelle vollständig überzogen und bildet eine Art Hülse, in deren Höhlung das noch unveränderte Protoplasma mit dem Zellkern liegt.

Nachdem dieses Stadium erreicht ist, kommt es zu einem Dickenwachsthum der körnigen Substanz, indem auf ihrer inneren der Zelle zugekehrten Seite fortwährend neue Anlagerungen stattfinden. Dadurch wird der Raum, in welchem die Zelle liegt, immer kleiner, wodurch natürlich die Zelle selbst auf ein immer geringeres Volumen reducirt wird. Schliesslich verschwinden Protoplasma und Kern gänzlich und es kommt zur Bildung jener grauen körnigen Klümpchen, welche wir oben als Vorläuferstadien der Faserkugeln kennen gelernt haben.

Man könnte durch die gegebene Beschreibung der einzelnen Stadien dieses Umbildungsprocesses zu der Ansicht verleitet werden,

als müsste im Arytaenoidknorpel immer erst eine totale Umwandlung einer Zelle in die körnig streifige Masse vorausgegangen sein, ehe es zur Bildung von faserigen Elementen käme, welche aus den metamorphosirten Zellen, nachdem deren Kern untergegangen ist, hervorsprossten. Ich verwahre mich gegen diese Auffassung um so mehr, als die geschilderte Reihenfolge der Stadien keineswegs immer eingehalten wird. So beobachtet man häufig, wie Fasern von der körnigen Scheibe abgehen, lange bevor diese einen vollständigen Ueberzug um die Zelle bildet (Fig. 2 *g*). Dies kommt besonders bei den mehr spindelförmigen, oder sonst spitz auslaufenden Knorpelzellen vor, bei denen, wie berichtet, die körnige Masse wie eine Haube den kegelförmig zugespitzten Enden der Zelle aufsitzt. Bei derartigen Zellen bleibt sogar meistens eine totale Umwachsung der Zellen überhaupt aus. Ich werde später hierauf zurückkommen.

Ferner hat man oft Gelegenheit Zellen im Inneren von körnigen Hülsen zu beobachten, bei denen augenscheinlich die Metamorphose des Protoplasmas ihre Grenze erreicht hat, indem von einer oder mehreren Stellen der Hülse Fasern auswachsen, die oft schon eine ziemliche Länge erreicht haben, während die im Inneren derselben liegende Zelle in ihrer Grösse kaum merklich gelitten hat. Dass in solchen Fällen späterhin noch Faserkugeln entstehen, scheint mir sehr unwahrscheinlich.

Was die Deutung der beschriebenen Bilder anlangt, so handelt es sich zunächst darum, die Natur der körnigfaserigen mit Gold sich schiefergrau oder grünlich grau färbenden Massen festzustellen. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich dieselben als elastische anspreche, und zwar hauptsächlich darauf gestützt, dass sich die aus Faserkugeln entspringenden Fasern direct bis zu den Netzen des elastischen Knorpels verfolgen lassen. Ferner zeigen die körnigen Massen der Faserkugeln ein gleiches Verhalten gegen Picrocarmin, sowie Anilinblau, wie die elastischen Fasern des Netzknorpels, indem beide sich durch das erste gelb, durch das letztere blau färben. Auch durch Osmiumsäure werden beide gelblich braun tingirt.

Das Verhalten gegen die angegebenen Tinctionsmittel spricht auch dagegen, in den körnigen Massen der Faserkugeln beginnende Erweichungsstellen zu suchen; denn abgesehen davon, dass von ihnen Fasern entspringen, müsste die Färbung von wegen des an solchen Stellen befindlichen fein zertheilten Fettes nach Anwendung von Osmiumsäure und Gold eine andere sein. Nach der Behandlung mit Osmiumsäure müssten die Erweichungsherde schwärzlich er-

scheinen. und Gold färbt. meiner Erfahrung nach. Fette nur violett. Ich bin weit entfernt. das Vorkommen von Erweichungsprocessen im Arytaenoidknorpel in Abrede zu stellen, denn, wie Rabl-Rückhard ganz richtig angibt, kann man deren Folgezustände auf Durchschnitten schon mit unbewaffnetem Auge als kleine Höhlen erkennen, welche mit einem grünlichen breiigen Inhalt erfüllt sind. Dagegen halte ich es für unzulässig, die Faserkugeln als erweichte Stellen der Grundsubstanz aufzufassen: beide sind von einander grundverschiedene Bildungen, wovon die Entstehungsweise der ersteren am besten Zeugniss ablegt. Unzweifelhaft hat schon Rabl-Rückhard die Faserkugeln gesehen, und zwischen ihnen und den der Erweichung anheimfallenden Partieen streng unterschieden. Die ersteren beschreibt er als Stellen, welche scheinbar körnig sich bei starker Vergrösserung als ein dichtes Gewirr feinster elastischer Fasern zu erkennen geben, aus welchen strahlenartig längere Fasern hervorschiessen. Dass die Faserkugeln durchaus von einem Filz elastischer Fäserchen gebildet werden sollen, kann ich jedoch höchstens nur für deren peripheren Partieen zugeben; die centralen setzen sich nur aus Körnern von verschiedener Grösse zusammen, die an den Berührungsstellen mit einander verschmolzen sind, und so ein poröses Gefüge bilden.

Nachdem es sich nun gezeigt hat, dass die durch Gold sich grau färbenden Elemente dem elastischen Gewebe angehören, so können wir an der Hand der Goldbilder die Entstehungsweise derselben von den ersten Anfängen an mit grosser Klarheit verfolgen. Als Ausgangspunct ist dasjenige Stadium zu betrachten, in welchem die elastische Substanz als kleines Scheibchen dem Zellprotoplasma aufliegt. Dasselbe breitet sich in der Peripherie immer weiter aus, und es können von ihm, schon ehe es zu einer vollständigen Umwachsung der Zelle gekommen ist, Fasern abgehen. In den meisten Fällen scheint jedoch das elastische Scheibchen erst die ganze Zelle überziehen zu müssen, ehe es zur Bildung von Fasern kommt. Bei den rundlichen Zellen ist dann aus der elastischen Scheibe eine Hohlkugel geworden, in deren Innerem die Zelle versteckt ist. Denkt man sich eine solche Zelle in der Mitte durchschnitten, so erscheint dieselbe von einem körnigen elastischen Ringe umgeben. Dies sind diejenigen Bilder, welche meines Ermessens nach Deutschmann zu der Annahme verleiteten, dass die Knorpelkapsel sich an dem Umbildungsprocess betheilige. Da er die Genese dieses körnigen Ringes, d. h. der elastischen Hülse nicht kannte, so wahr es nahe-

liegend, dieselbe als metamorphosirte Kapsel zu deuten. Die Meinung Deutschmann's, dass der Umbildungsprocess in der Knorpelkapsel beginne, erklärt sich, wie ich glaube, aus der von ihm angewandten Tinctionsmethode der Carminimbibition. Seinen Angaben zu Folge färbt sich der körnige Ring, welchen er den »elastischen Zellcontour« nennt, erst dann intensiver mit Carmin, wenn er eine gewisse Stärke erreicht hat. Die Anfänge desselben markiren sich also nicht durch besonderen Unterschied in der Färbung. Dadurch war es leicht möglich die erste Anlage der elastischen Substanz zu übersehen, welche die Goldmethode in so vorzüglicher Weise zur Anschauung bringt.

Bezüglich des weiteren Verlaufes der Bildung von elastischen Formelementen stimme ich mit Deutschmann wieder in den meisten Puncten überein. Es wächst, um kurz zu recapituliren, die elastische Hülse sowohl auf Kosten der Zellsubstanz, welche dabei immer mehr schwindet, als auch verbreitert sie sich peripher gegen die Grundsubstanz zu, welche der körnigen Masse Platz machen muss. Wachsen nun aus derselben Fasern hervor, so entstehen diejenigen Gebilde, welche ich Faserkugeln genannt habe, und welche gewissermassen Centren darstellen, von denen aus das Wachsthum der elastischen Fasern vor sich geht.

Nachdem ich durch die Goldbilder einmal auf die geschilderten Vorgänge aufmerksam geworden war, gelang es, dieselben auch bei Anwendung anderer Tinctionsmittel, wie Picrocarmin, Osmiumsäure, und schliesslich auch an frisch angefertigten in ½procentiger Kochsalzlösung untersuchten Schnitten zu erkennen Die Behandlung frischer Schnitte mit Kalilauge ergab, dass die durch Gold sich grau färbenden Elemente, auch gegen dieses Reagens sich vollkommen analog dem elastischen Gewebe verhalten.

Von Bedeutung erschien ferner die Frage, ob die in der Bildung von elastischer Substanz begriffenen Zellen, dabei in allen Fällen zu Grunde gehen müssen, oder ob sie erhalten bleiben können. Mit Hülfe der genannten Methoden lässt sich mit Sicherheit feststellen, dass relativ häufig der Umbildungsprocess auf ein gewisses Maass beschränkt bleibt, und die Zellen persistiren. Dies scheint bei allen denjenigen Zellen der Fall zu sein, bei denen das elastische Scheibchen keine grosse Ausbreitung erlangt, indem es als Haube dem kegelförmig zugespitzten Ende der Zellen aufsitzt. Von der Spitze der Haube sieht man die elastischen Fasern büschelförmig ausstrahlen, und kann die stärkeren ziemliche Strecken weit in die

Grundsubstanz hinein verfolgen. Zu wiederholten Malen fand ich die Hauben sogar gänzlich von der Zelle losgetrennt, indem sich zwischen beide eine schmale Zone hyaliner Grundsubstanz eingeschoben hatte. Diese war offenbar, nachdem die Bildung der körnigen elastischen Masse ihr Ende erreicht hatte, von der Zelle producirt worden, wodurch die erstere von der Zelloberfläche abgehoben wurde.

Wir haben bisher die Entstehung des elastischen Gewebes nur an denjenigen Partieen des Arytaenoidknorpels verfolgt, welche nicht in unmittelbarer Nähe von fertigem Netzknorpel lagen. An den Stellen jedoch, welche direct an diesen angrenzen, geht der Process in wesentlich anderer Weise vor sich. Goldpräparate leisteten hier weniger gute Dienste, während sich dagegen die Färbung mit Picrocarmin, wodurch die elastischen Elemente gelblich, die Zellen roth tingirt werden, sehr empfiehlt. An besagten Stellen finden sich keine Faserkugeln vor, da diese niemals so nahe an den eigentlichen Netzknorpel heranrücken. Ferner haben hier, — nicht wie in der Umgebung der Faserkugeln nur wenige — sondern beinahe die Hälfte der in einem Gesichtsfeld liegenden Zellen eine vollständige elastische Hülse. Gewöhnlich sind die Hülsen von zwei oder drei Zellen mit einander verwachsen; es können auch noch mehrere Zellen eine derartige Verbindung mit einander eingehen. In diesen Fällen entstehen dann Zellennester, welche einen eigenthümlichen Eindruck machen. Die Zellen derselben sind eingebettet in eine gelbliche stark glänzende körnige Masse, in welcher man die früheren Hülsen nicht mehr unterscheiden kann, da sie fest aneinander gekittet sind, und so eine zusammenhängende elastische Masse darstellen, welche sich in der Peripherie mehr oder minder ausgedehnt hat. Ein centrales auf Kosten der eingeschlossenen Zellen erfolgendes Wachsthum dagegen findet nicht statt, was man daraus schliessen kann, dass dieselben hinter den freien in der Grundsubstanz liegenden Zellen an Grösse nicht sonderlich zurücktreten.

Auch bei den vereinzelt gebliebenen Zellen, sowie bei den Gruppen von nur zwei oder drei Zellen, deren Hülsen mit einander verschmolzen sind, haben die Zellen an Grösse keine merkliche Einbusse erlitten, so dass auch hier nur eine in der Peripherie erfolgende Dickenzunahme der Hülse anzunehmen ist. In vielen Fällen heben sich die Hülsen, selbst wenn sie schon eine gewisse Mächtigkeit erlangt haben, scharf von der umgebenden hyalinen Substanz ab; in anderen Fällen sieht man die Hülsen allmälig in eine Körnelung übergehen, die nach der Peripherie zu immer schwächer wird.

Der Unterschied zwischen dieser Körnelung und den die Hülsen zusammensetzenden Elementen beruht in der Grösse und der Lagerung der einzelnen Körner. Die Hülse setzt sich aus grösseren Körnern zusammen, welche eng zusammengedrückt sind; die Körnelung aus kleineren, weniger dicht neben einander gelegenen. Dieses Lagerungsverhältniss erklärt es auch, warum die innerste aus den grössten und dicht zusammengepressten Körnern bestehende Schicht, bei gewisser Einstellung als glänzender Saum um die Zelle erscheint. Es entsprechen, wie ich glaube, diese Bilder der Ranvier'schen Zeichnung[1]), welche ein Präparat darstellt, das dem Arytaenoidknorpel eines ausgewachsenen Hundes entnommen ist. Ueber die Bedeutung der stark glänzenden polyedrischen Körner, welche unmittelbar der Zelle anliegen, spricht sich Ranvier, wie oben bemerkt, nicht aus; in der Körnelung, aus welcher die elastischen Fasern hervorgehen, sieht er eine Umwandlung der Grundsubstanz.

Von der ausgeprägt polyedrischen Form der einzelnen Körner habe ich mich weder beim Giessbeckenknorpel des Hundes, noch des Rindes überzeugen können. Auch scheint mir Ranvier darin zu weit gegangen zu sein, dass er zwischen dieser Körnerschicht und der aus weniger grossen Körnern bestehenden Umgebung eine scharfe Grenze gezogen hat. Eine solche existirt meines Erachtens nicht, und der bei einer gewissen Einstellung die Zelle umgebende hell glänzende Saum erklärt sich einerseits aus dem stärkeren Lichtbrechungsvermögen der elastischen Substanz, andrerseits aus der Grösse und der dichten Lagerung der die Zelle bedeckenden Körner.

Aus dem Gesagten erhellt, dass auch ich wie Ranvier in der Körnelung eine Vorstufe der elastischen Fasern erblicke, dass wir aber beide hinsichtlich der Entstehungsart der Körnelung nicht übereinstimmen. Während sie Ranvier aus der Grundsubstanz hervorgehen lässt, sehe ich in ihr eine Wucherung und Ausbreitung der Hülse. Es ist die elastische Substanz, welche nachdem sie einmal von der Zelle angelegt ist, sich auf eine uns unbekannte Weise vermehrt. Wie die gefensterten Membranen aus Fasernetzen durch fortgesetzte Dickenzunahme der Fasern zu Stande kommen, so wächst hier in Gestalt einer feinen Körnelung die elastische Hülse immer weiter in die hyaline Grundsubstanz hinein. Leider ist es in Anbetracht der Feinheit der Elemente unmöglich, morphologisch dieses Wachsthum zu verfolgen, und wir können nur vermuthen, dass

[1]) Traité technique d'histologie pag. 412.

zwischen den einzelnen Körnchen, indem immer eines an irgend einer Stelle aus einem zweiten hervorsprosst, zu gewissen Zeiten ein Zusammenhang bestanden habe.

So viel ist jedoch sicher, dass aus der Körnelung elastische Fasern hervorgehen, da man letztere bald in derselben verlaufen, bald aus ihr hervortreten sieht. Nach Deutschmann soll ein Fäserchen aus reihenweise gelagerten Körnchen durch Verschmelzung derselben in einer Linie entstehen. Mir scheint diese Angabe Deutschmann's nicht unwahrscheinlich, obwohl es mir selbst nicht geglückt ist, einen derartigen Fall deutlich wahrzunehmen. Zwar könnten die durch Gold gefärbten Fäserchen, welche aus einer Reihe von kleinen grünlich grauen Puncten oder Strichen zu bestehen scheinen, geneigt machen, ein Zusammentreten von Körnern im Sinne Deutschmann's anzunehmen; doch glaube ich dieses Aussehen auf Rechnung der Goldtinction setzen zu müssen, zumal ich mich öfters davon überzeugte, dass die hell gebliebenen Lücken keine Unterbrechung der Faser selbst, sondern nur der Tinction vorstellten.

Es erübrigt mir noch, der Ausbreitung der von der elastischen Hülse stammenden Körnelung zu gedenken. Zuweilen sieht man, wie nur an einer Stelle der Hülse die Körnelung auftritt und sich dann nur nach einer Richtung hin ausdehnt. In den meisten Fällen geht die Hülse an allen Stellen in die Körnelung über, und nun erfolgt, wie ein Vergleich verschiedener Präparate ergibt, zuerst eine ziemlich gleichmässige periphere Zunahme derselben. Lange kann diese jedoch nicht andauern, da sich bald unveränderte Zellen in den Weg stellen. Zwischen letztere hinein dringt nun die Körnelung, und diese eindringenden Fortsätze vereinigen sich mit denen einer entgegen wachsenden Körnelung. Schliesslich ist es dahin gekommen, dass die hyaline Substanz bis auf diejenigen Partien, welche als Höfe die unverändert gebliebenen Zellen umgeben, durch die Körnelung verdrängt worden ist. Aus dieser haben sich unterdessen schon in grösserer oder geringerer Menge elastische Fasern entwickelt, wodurch das characteristische Bild des ausgebildeten Netzknorpels zum Abschluss gekommen ist.

Aus dieser Art und Weise der Bildung des elastischen Knorpels ist es auch verständlich, warum man bei einer nur flüchtigen Untersuchung des Arytaenoidknorpels leicht zu der Ansicht gelangen kann, die elastischen Fasern entständen aus körnigen Stellen der Grundsubstanz. Es ist klar, dass diese feinkörnigen Stellen,

welche man bei vielen Schnitten in wechselnder Ausdehnung zwischen den Zellen antrifft, den Fortsetzungen einer Körnelung entsprechen, deren Ausgangspunct nicht in den Schnitt gefallen ist. Sieht man nun noch in der Körnelung Fasern auftreten, so ist der Schluss rasch fertig, die elastischen Fasern entstehen aus einer Umbildung der Grundsubstanz. Ich gestehe, dass es mir ähnlich erging, als ich vor vier Jahren die Deutschmann'sche Arbeit zugeschickt erhielt, und in Folge dessen von dem Arytaenoidknorpel des Rindes eine Anzahl Schnitte anfertigte. Die elastischen Hülsen, »den elastischen Contour« Deutschmann's, sah ich zwar damals schon, jedoch schienen mir die Fasern auch unmittelbar aus der körnigen Grundsubstanz hervorzugehen.

Bereits früher ist darauf hingewiesen worden, dass die in der nächsten Umgebung des ausgebildeten Netzknorpels liegenden Zellen, welche bereits eine elastische Hülse gebildet haben, bei deren Dickenwachsthum nicht merklich kleiner werden. Dies scheint auch in späterer Zeit nicht der Fall zu sein, ja es lässt sich nachweisen, dass sie sich von ihrer elastischen Umhüllung loslösen können, indem sie wieder hyaline Substanz produciren, und so durch einen hyalinen Hof ebenso von dem elastischen Gewebe geschieden werden, wie diejenigen Zellen, welche sich bei dessen Bildung überhaupt nicht betheiligt haben. Es kann daher bei dem ausgebildeten Netzknorpel von einer Zelle, die, umgeben von ihrem hyalinen Hofe, in der elastischen Fasermasse liegt, nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, ob sie ursprünglich eine elastische Hülse besessen, oder ob sie erst später von dem elastischen Gewebe umwachsen worden sei.

Der Nachweis, dass eine Zelle durch erneute Production von hyaliner Substanz die Hülse von sich abheben könne, gelang bei den Zelleninseln, von denen oben berichtet wurde, dass sie durch eine Vereinigung der Hülsen mehrerer Zellen entstanden sind. Es liegen die einzelnen Zellen in einer elastischen Substanz eingebettet, welche durchaus aus grösseren dicht zusammengedrängten Körnern nach Art der Hülsen besteht, und deshalb als glänzend gelbliche Masse erscheint. Peripher ist dieselbe grösstentheils gegen ihre hyaline Umgebung scharf abgegrenzt, indem nur an einzelnen Stellen ein allmäliger Uebergang in eine Körnelung zu beobachten ist. Fig. 3 zeigt eine solche aus sieben Zellen sich zusammensetzende Insel. Nach oben steht sie durch die Körnelung mit der körnigfaserigen Masse des Netzknorpels im Zusammenhang, nach

unten ragt sie frei in den noch hyalinen Knorpel hinein, sich von dessen Grundsubstanz scharf abhebend, indem jeglicher Uebergang in eine Körnelung fehlt. Bei zwei Zellen hat nun eine Lostrennung von der elastischen Umhüllung stattgefunden dadurch, dass sich eine hyaline Zone zwischen diese und die Zelle eingeschoben hat. Dass der helle Ring um die beiden Zellen wirklich aus hyaliner Substanz besteht, und nicht, wie man vielleicht glauben könnte, ein Kunstproduct darstellt, welches durch die Retraction der Zelle in Folge der Schrumpfung entstanden ist, liess sich unschwer erkennen.

Ausser dem Arytaenoidknorpel des Rindes habe ich auch den des Kalbes, des Schweines, des Schafes und des Hundes untersucht; bei keinem derselben lässt sich die Entstehung der elastischen Substanz sowohl, als der allmälige Aufbau des Netzknorpels mit der Deutlichkeit verfolgen, wie beim Rinde. Faserkugeln in ausgebildeter Form z. B. habe ich nur bei diesem angetroffen. Zu einem bestimmten Zweck jedoch ist der Arytaenoidknorpel des Schafes ein sehr geeignetes Object, wenn es sich nämlich darum handelt, sich von dem Wachsthum der elastischen Hülsen und dem Untergang der Zellen in denselben ein klares Bild zu verschaffen. Schneidet man den Giessbeckenknorpel von Schafen in verticaler Richtung durch, so sieht man schon mit unbewaffnetem Auge die ziemlich scharfe Grenze, welche als eine horizontal nicht weit von der Spitze des Knorpels verlaufende Linie die obere aus gelbem Knorpel bestehende Abtheilung von den darunter gelegenen hyalinen Partieen scheidet. Die unmittelbar an diese Grenzlinie stossende Schicht des hyalinen Knorpels enthält die in der Metamorphose begriffenen Zellen. Es ist dieses Object deshalb so empfehlenswerth, weil die Zellen, die sich in den verschiedensten Stadien des Anwachsens der elastischen Hülse und des Untergangs ihres Protoplasmas befinden, oft dicht neben einander in einem Gesichtsfeld liegen Fig. 4 , und so der ganze Process bequem übersehen werden kann, ohne dass man genöthigt ist, das Präparat zu verschieben. Aus diesem Grunde möchte ich Jedem, der sich von der Umwandlung des Protoplasmas überzeugen will, anrathen, sich dieser Objecte zu bedienen, und die Schnitte mit Osmiumsäure oder Picrocarmin zu tingiren.

Da bei dem Uebergang des hyalinen in den Netzknorpel die neu auftretenden elastischen Elemente die Grundsubstanz theilweise verdrängen, so muss natürlich ein Schwinden der letzteren gleichzeitig mit einhergehen. Dasselbe wird unzweifelhaft durch Erwei-

chungsprocesse in der Grundsubstanz bedingt, welche eine feine Fettablagerung zur Folge haben. Man sieht daher fast regelmässig in der Nähe des fertigen Netzknorpels derartige Stellen, an denen sich Fetttröpfchen von der verschiedensten Grösse erkennen lassen. Allerdings besitzen auch diese Stellen ein körniges Aussehen, doch ist dasselbe auch bei nicht mit Osmiumsäure behandelten Schnitten leicht von der elastischen Körnelung zu unterscheiden, da die Fetttröpfchen meist grösser sind, wie die feinen elastischen Körnchen.

So viel von der Genese der elastischen Elemente in dem Arytaenoidknorpel. Auch auf das zweite Object, an welchem dieselbe geprüft wurde, auf den fötalen Ohrknorpel glaubte ich meine Untersuchungen ausdehnen zu müssen. Es standen mir drei menschliche Embryonen zur Verfügung, welche in Spiritus aufbewahrt worden waren. Von ihnen maassen zwei 21 Cm., der dritte 19 Cm. Die durch das Ohr derselben in horizontaler Richtung angefertigten Schnitte wurden mit Picrocarmin gefärbt. Auf die Beschreibung derselben brauche ich nicht des Weiteren einzugehen und kann mich ganz kurz fassen, da ich zu den gleichen Resultaten wie Hertwig gekommen bin. Ich verweise auf meine nach feinen Schnitten gegezeichneten Abbildungen Fig. 5 u. 6, welche vollständig mit denen Hertwig's[1]) übereinstimmen. Die feinen elastischen Fäserchen lagen immer wenigstens einer Zelle dicht an; die Theilungsstellen einer Faser wurden gewöhnlich von einer Zelle ausgefüllt; auch stand mitunter über den Rand des Schnittes eine Faser vor, welcher noch eine Zelle anklebte. Es scheint mir daher sicher erwiesen, dass es eine Zeit gibt, während welcher die jungen elastischen Fäserchen des Ohrknorpels an einer oder mehreren Stellen ihres Verlaufes der Oberfläche von Zellen sich anschmiegen. Leider sind noch frühere Stadien unbekannt. Die Fasern treten uns bei Embryonen von 18 Cm. entgegen, wenn sie schon eine gewisse Länge erlangt haben; sind dagegen bei Embryonen von 15 Cm. nach Hertwig's Erfahrungen überhaupt noch nicht vorhanden. Dazwischen fällt die Zeit ihres ersten Auftretens und es ist daher um so mehr zu bedauern, dass wir wegen der Schwierigkeit, geeignetes Material in frischem Zustande zu beschaffen, wahrscheinlich noch lange warten müssen, bis ein glücklicher Zufall auch über die erste Anlage der elastischen Fasern des Ohrknorpels Aufklärung bringen wird. Sicherlich wird auch hier die Goldmethode, die eben nur beim fri-

[1]) l. c. Fig. 2.

schen Objecte Anwendung finden kann, sich von gleichem Vortheil erweisen, wie bei dem Arytaenoidknorpel.

Zum Schlusse sei mir gestattet auf die Folgerungen einzugehen, welche sich aus den Resultaten der vorliegenden Untersuchungen für die Auffassung der Genese des elastischen Gewebes ziehen lassen. Hauptsächlich scheinen es mir folgende drei Ergebnisse zu sein, welche hier in Betracht kommen, und die ich nochmals kurz neben einander stellen will: sie betreffen sämmtlich den Arytaenoidknorpel.

1) Es kann eine Zelle unter Schwinden ihres Kerns vollständig in elastische Substanz umgewandelt werden.

2) Die Anlage der elastischen Substanz braucht nicht die ganze Zelloberfläche zu überziehen, sondern kann sich auf einzelne Stellen derselben beschränken.

3) Die an einer Stelle oder an der ganzen Oberfläche der Zelle befindliche neugebildete Substanz kann durch erneute Production von hyaliner Grundsubstanz von der Zelle abgehoben und losgetrennt werden.

Wie verhalten sich nun diese drei Befunde zu der Frage, woher das Material stamme, aus dem das elastische Gewebe sich bildet? Dass hiermit nur dessen erste Anlage verstanden sein soll, brauche ich nicht mehr besonders hervorzuheben; denn woher die zum Auswachsen und zur Vermehrung der einmal vorhandenen elastischen Elemente nöthigen Stoffe stammen, darüber lässt sich kein Entscheid treffen. Wir nur sind im Stande dasselbe morphologisch zu verfolgen, indem wir die Verstärkung und Verdichtung der elastischen Fasernetze stufenweise beobachten; eine objectiv wahrnehmbare Thätigkeit der Zellen bei diesen Vorgängen ist nicht nachzuweisen. Wir kennen eben die dabei wirksamen Factoren nicht, und thun besser daran, diese Unkenntniss offen einzugestehen, als dieselbe hinter den Worten »Wachsthum durch Intussusception oder Apposition« zu verstecken.

In weit günstigerer Lage befinden wir uns dagegen hinsichtlich der ersten Anlage des elastischen Gewebes: hier gibt uns die Morphologie Thatsachen an die Hand, welche zu bestimmten Schlussfolgerungen berechtigen. So geht aus der vollständigen Umwandlung von Zellen in elastische Substanz, wie sie in dem Arytaenoidknorpel thatsächlich stattfindet, mit Sicherheit hervor, dass hier im gegebenen Falle keine Verdichtung der Grundsubstanz in elastische Elemente vorliegen kann, da der Ort, an welchem früher die Zelle

lag, von einem elastischen Klümpchen eingenommen wird. Damit ist allerdings nicht bewiesen, dass eine locale Verdichtung und Erhärtung der Grundsubstanz in elastische Fasern überhaupt nicht vorkommen könne; doch glaube ich dieser Ansicht nur das Recht einer Hypothese zugestehen zu können, gegen welche sich mancherlei Einwendungen machen lassen. So ist in erster Linie nicht einzusehen, wie man sich eine Erhärtung und Verdichtung einer Substanz vorstellen solle, deren Endresultat das Auftreten eines neuen von dieser Substanz chemisch differenten Körpers ist. Es haben sich daher von chemischer Seite begründete Bedenken gegen die Erhärtungstheorie geltend gemacht. So sagt Kühne in seinem Lehrbuche der physiologischen Chemie[1]: »Mit dem Ausspruche, dass die elastischen Fasern durch Verdichtung aus der collagenen Substanz entständen, ist Nichts gesagt, ja derselbe schliesst eine bare Unmöglichkeit ein, wenn er, wie zu verlangen, nur im mechanischen Sinne gelten soll, weil das Elastin chemisch von jenem different ist. Soll hiergegen eingewendet werden, Differenzen in der procentischen Zusammensetzung bewiesen Nichts, weil die chemischen Isolirungsmethoden für morphotische Elemente unvollkommen seien, so ist immer noch auf das Fehlen des Schwefels im Elastin zu verweisen.«

Aber nicht nur in chemicher, sondern auch in rein morphologischer Hinsicht steht die Verdichtungstheorie auf schwachen Füssen. Diejenigen Forscher, welche sich für dieselbe ausgesprochen haben, thaten dies aus dem Grunde, weil sie bei den jeweiligen Untersuchungsobjecten einen Zusammenhang der elastischen Fasern mit Zellen nicht finden konnten. Dies ist aber noch lange kein Beweis für deren freie Bildung in der Grundsubstanz. Schon Hertwig hat darauf aufmerksam gemacht, dass die den Zellen des fötalen Ohrknorpels anhaftenden Fasern sich bei ihrer weiteren Entwicklung von demselben loslösten; auch mir ist in dem Arytaenoidknorpel der Nachweis gelungen, dass die elastischen Anlagen von den Zellen durch erneute Production von hyaliner Substanz losgelöst werden können. Wenn daher elastische Gewebselemente nicht im Zusammenhange mit Zellen angetroffen werden, so kann daraus absolut nicht geschlossen werden, dass niemals ein solcher stattgefunden habe; es scheint vielmehr in Anbetracht der angegebenen Befunde die gegentheilige Annahme eine viel grössere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

[1]) pag. 363.

Wenn wir daher die beiden Ansichten, ob die erste Anlage der elastischen Gewebselemente an die Zellen gebunden sei, oder ob sie in der Grundsubstanz stattfinde, gegen einander abwägen, so haben wir auf der einen Seite in der vollständigen Umwandlung von Zellen eine feststehende Thatsache, auf der andern Seite die Hypothese, wonach die in der Grundsubstanz liegenden elastischen Fäserchen in derselben durch locale Verdichtung entstanden seien, der mit vielleicht noch grösserer Berechtigung die Gegenhypothese gegenüber gestellt werden kann, dass die nun freien elastischen Fäserchen früher als kurze feine und deshalb schwer zu beobachtende Fädchen der Zelloberfläche auflagen, später jedoch losgetrennt wurden. Es ist demnach die Entscheidung zwischen den beiden Theorien unschwer zu treffen; sie wird zu Gunsten der ersteren ausfallen müssen.

In der totalen Metamorphose von Zellen in elastische Substanz haben wir ferner einen Anhaltspunct, welcher uns darüber aufklärt, dass in den Fällen, bei denen die elastische Anlage nur an einer Stelle der Zelloberfläche auftritt, keine einseitige Ausscheidung, sondern eine Umwandlung eines Theils des Zellprotoplasmas vorliegt, die, wenn sie nicht auf ein gewisses Maass beschränkt bleibt, schliesslich zum Untergang der Zelle führt.

Die nur an einzelnen Stellen der Zelloberfläche zu Tage tretende elastische Anlage ist ferner noch deshalb von Wichtigkeit, weil sie eine gewisse Analogie zwischen den im Arytaenoidknorpel und im Ohrknorpel vorkommenden Bildungsprocessen herstellt, und nahe legt, wie man sich im Ohrknorpel sowohl, als auch im Bindegewebe die ersten Stadien der Bildung von elastischen Fasern vorzustellen habe. Denn es lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass hier die an der Zelloberfläche auftretenden elastischen Körner anstatt sich wie im Arytaenoidknorpel zu einem annähernd rundlichen Scheibchen zusammenzulagern, eine mehr gestreckte strichförmige Anordnung besitzen können. Der Uebergang eines solchen aus Körnchen bestehenden Striches in eine feine elastische Faser würde ein sehr einfacher sein, und bei deren allmäligem Auswachsen würde es früher oder später zu einer Loslösung von der Zelle kommen. Meiner Ansicht nach hat die Annahme einer derartigen Entstehungsweise der elastischen Fasern viel mehr für sich, als die einer freien Bildung derselben in der Grundsubstanz. Nur durch die erstere erklären sich in befriedigender und ungezwungener Weise die Beobachtungen Hertwig's am fötalen Ohrknorpel, indem die Fasern

den Zellen noch dicht anliegen, ferner die nach SCHWALBE [1]) in dem Nackenband zu allen Zeiten der Entwicklung nachweisbare innige Anlagerung von Zellen und elastischen Fasern.

Erlangen, im October 1877.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VI u. VII.

Fig. 1. Schnitt durch den Arytaenoidknorpel des Rindes. Goldpräparat. Faserkugeln von verschiedener Grösse. HARTNACK Oc. III, Syst. V.

Fig. 2. Aus einem mit Gold tingirtem Präparate von dem gleichen Objecte. Die verschiedenen Stadien der Umbildung der Zellen in elastische Substanz sind der Uebersicht halber neben einander gestellt.

*a*, *b*, *c* Beginn der Bildung von elastischen Elementen, in Gestalt eines flachen der Zelloberfläche anliegenden Scheibchens; bei *d* hat dasselbe die Form einer Haube; *e*, *h*, *i*, *k* allmälige Vergrösserung des Scheibchens; *f* noch weiteres Stadium; *g* von der elastischen Scheibe beginnen Fasern abzugehen, ehe sie noch einen vollständigen Ueberzug um die Zelle bildet; *l*, *m* die ganze Zelle ist in eine körnig-streifige elastische Masse umgewandelt; *n*, *o* zwei Faserkugeln. HARTNACK Oc. III, Syst. VIII.

Fig. 3. Aus dem Arytaenoidknorpel des Rindes. Picrocarminfärbung. Uebergangsstelle des hyalinen in den Netzknorpel. Viele Zellen des hyalinen Knorpels besitzen eine glänzende elastische Hülse. Bei *a* Beginn der Körnelung; *b*, *c* zwei resp. drei Zellen, deren Hülsen mit einander verschmolzen sind; *d* Insel von 7 Zellen, welche in einer elastischen Masse eingebettet sind. Die beiden unteren haben bereits wieder um sich einen Hof hyaliner Substanz gebildet. HARTNACK Oc. III, Syst. VII.

Fig. 4. Aus dem Arytaenoidknorpel des Schafes. Picrocarminfärbung. Die verschiedenen Stadien der Umwandlung von Zellen in elastische Substanz. Schwinden des Protoplasma und des Kerns; Abgang der elastischen Fasern. HARTNACK, Oc. III, Syst. VIII.

Fig. 5 u. 6. Dünne Stellen von Schnitten durch den Ohrknorpel eines menschlichen Fötus von 21 Cm. Länge. HARTNACK. Oc. III, Syst. VIII.

[1]) l. c.

Fig. 1.

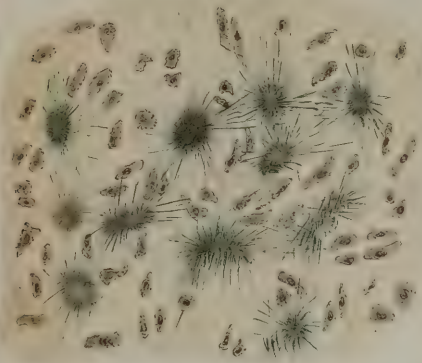


Fig. 2.

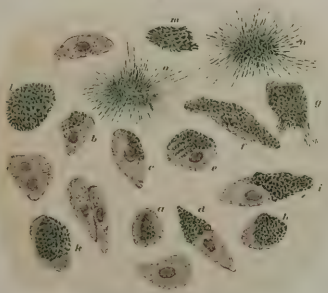


Fig. 3

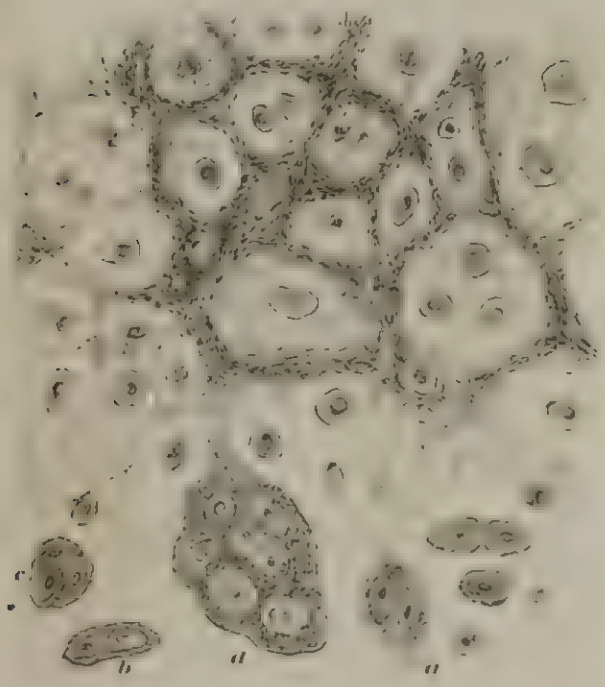



Fig. 5

Fig. 4

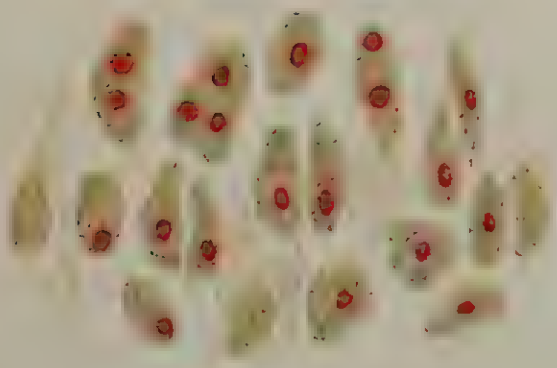


Fig. 6

# Entwicklungsvorgänge an der Muskulatur des menschlichen Fusses.

Von

**Georg Ruge,**

Assistent an der anatom. Anstalt zu Heidelberg.

Mit Tafel VIII.

In neuerer Zeit ist der menschliche Fuss mehrfach das Object für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen geworden, welche zu einigen nicht unwichtigen Resultaten geführt haben. Diese haben unsere Einsicht in die Veränderungen der Knochen und Gelenke vor und nach der Geburt, sowie die in manche Eigenthümlichkeiten des Wachsthums des Fusses in seinem Verhältniss zur unteren Extremität erweitert. Indessen ist in diesen Forschungen einmal Manches unerörtert geblieben, vor Allem die Beziehungen jener Veränderungen zu bleibenden Einrichtungen anderer Organisationen, und zweitens haben sich dieselben allzu einseitig auf einen Organcomplex des Fusses beschränkt, indem sie ausschliesslich mit dem Skelete sich beschäftigten. Die Kenntniss desselben in den verschiedenen Entwicklungsperioden musste allerdings, ebenso wie es für den ausgebildeten Organismus der Fall war, dem Studium der übrigen Theile des Fusses vorausgehen, aber es wird hieran anzuknüpfen, und das Augenmerk auch auf andere Organsysteme zu richten sein, für welche doch ebensowenig wie für das Skelet eine Stabilität der Einrichtungen angenommen werden durfte.

Die folgenden Blätter sollen nun derartige Veränderungen am menschlichen Fusse behandeln, insofern sie an der Muskulatur vor sich gehen, Veränderungen, welche wie überall am Körper, in innigster Beziehung zum Skelete stehen. Unter den Muskeln sind es

einige der kurzen, welche mir einer eingehenden Untersuchung würdig schienen. Es sind folgende:

1) die Musculi interossei pedis,
2) die kleinen Muskeln der Grosszehe,
3) der Musculus extensor digit. brevis.

Jeder der drei Muskelgruppen widme ich einen besonderen Abschnitt und gebe am Schlusse eines jeden eine Zusammenstellung der in ihm gewonnenen Resultate.

Die gleichzeitigen und mit den Vorgängen an den Muskeln in enger Beziehung stehenden Veränderungen des Skeletes sind nur in dem Umfange mit in Darstellung aufgenommen, als es zum allgemeinen Verständniss nöthig erschien.

Zur Erläuterung des Textes wurden Abbildungen beigefügt, von denen diejenigen, welche sich auf den Extensor brevis beziehen, in schematische Fussskelete eingezeichnet sind, während die natürliche Grösse der Objecte auf der Tafelerklärung angegeben ist.

Die Abhandlung ist fast ausschliesslich descriptiver Natur geblieben, da dieselbe nur einen Theil einer grösseren Untersuchungsreihe darstellt, für welche sie den Ausgangspunct bildete.

Es sei mir hier gestattet, Herrn Geheimrath C. Gegenbaur für die vielfachen Unterstützungen, welche er mir hat zu Theil werden lassen, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

## A. Musculi interossei pedis.

In die Gruppe der Interossei pedis, welche jetzt nach allgemeiner Annahme in die vier dorsalen oder äusseren und die drei plantaren oder inneren Muskeln eingetheilt werden, nehme ich aus unten näher zu erörternden Gründen [1]) den Musculus flexor digiti minimi brevis auf und ziehe ihn deshalb mit in den Untersuchungskreis dieses Capitels. Den Entwicklungsgang dieser acht Muskeln beobachtete ich, soweit er in die früheren embryonalen Zeiten fiel, durch Ver-

[1]) Die Gründe sind einmal in der gleichartigen Anordnung des Flexor br. dig. V. mit den Interossei bei niederen Säugern und frühen Stadien des Menschen zu suchen, zweitens in der Art der Innervation durch den ramus superfic. des nervus plantaris lateralis, welcher zugleich die Interossei des ersten spat. interosseum mit Aesten versieht und dadurch für die Zusammengehörigkeit dieser Muskeln spricht.

gleichung von, für die mikroskopische Untersuchung hergestellten Querschnitten, die Objecte der späteren Embryonalperiode hingegen lernte ich durch die makroskopische Präparationsmethode kennen. Für eine genauere Betrachtung der Objecte erster Gattung dienten mir die Füsse vom Scheitel bis zum Steiss 2,3, 3,5, 6 und 10 Cm.[1] messender Embryonen, von deren drei letzteren je eine Abbildung dem Texte angefügt ist. Dieselbe stellt den Querschnitt etwa durch die Mitte des Metatarsus dar. Um aber eine ununterbrochene Entwicklungsreihe der Interossei zu erhalten, wurden auch die späteren Stadien bis zum ausgewachsenen Zustande mit in den Bereich der Untersuchungen gezogen. Es stellte sich jedoch heraus, dass die Befunde an Füssen von Embryonen aus etwa der zwölften Woche bereits so sehr mit denen der späteren Zeit übereinstimmen, dass das Wesentliche dasselbe bleibt und nur in unwesentlichen Dingen Neues wahrgenommen werden konnte.

I. Embryo von 2,3 Cm. Scheitel-Steisslänge, 0,3 Cm. grosser Fuss.

Die erste Untersuchung wurde nach dem Aufhellen des Objectes in Glycerin unter dem Mikroskope vorgenommen. Von dem Dorsum aus gesehen sind die Metatarsalia säulenförmig gestaltet mit etwas verbreitertem proximalen Abschnitte. Die vier lateralen Metatarsalia berühren gegen die Fusswurzel zu in etwas mehr als der Hälfte ihrer Länge einander ganz innig, das erste, welches kleiner und breiter ist als die übrigen, hängt proximal nur etwa in einem Drittel mit seinem Nachbar zusammen. Nach Zerlegung des Fusses in dorsoplantare Querschnitte ergab sich genauer, was schon bei der Betrachtung der Oberfläche gesehen war: dass die Metatarsalia je weiter proximal desto inniger an einander liegen, und dazu fand sich noch, dass sie sich gegenseitig abgeplattet hatten. In dieser Abplattung und der grossen Ausdehnung der innigen Berührung der Metatarsalien unterscheidet sich dieses von dem 0,5 Cm. grossen unten beschriebenen Objecte. Als bemerkenswerth hebe ich ferner hervor, dass der grösste Abstand der distalen Abschnitte des Metatarsale I und II nicht mehr als etwa zwei Drittel der Breite des zweiten Metatarsale und im Verhältniss zum Querdurchmesser des ganzen Fusses etwa ein Fünftel beträgt. — Die Muskeln der Interosseusgruppe

[1] Herrn Dr. A. Bernays verdanke ich die abgetrennten Füsse dieser Embryonen, deren Scheitel-Steisslängen ich durch Vergleichung mit später mir zu Gebote stehenden Präparaten ermittelte. Diese Angaben entbehren daher einer absoluten Genauigkeit.

sind in schwachen Umrissen erkennbar, sie stimmen betreffs ihrer plantaren Lage mit dem genauer am zweiten Objecte geschilderten Verhalten überein. Nur der erste dorsale Interosseus, welcher später mit $d_1$ bezeichnet werden wird, gehört, soweit es sich bestimmen lässt, mehr der Planta als dem dorsalen Abschnitte an, seine Gestalt ist auf Querschnitten keine dreiseitige mit dorsalgerichteter Basis wie an den folgenden Objecten, sondern mehr länglich und abgerundet.

II. Embryo von 3,5 Cm. Länge, rechter Fuss 0,5 Cm.

Bei der genauen Durchmusterung der Querschnitte dieses Fusses von der Fersenbeingegend an, sind plantarwärts, den Tarsalknochen unmittelbar anliegend, in der Region der Tarsometatarsalverbindung mehrere, theils isolirte, theils sich berührende Gruppen von Muskelfasern wahrnehmbar. Dieselben sind quer durchschnitten und stellen sich bald, indem sie auf den folgenden Querschnitten an Volumen zunehmen und sich zu einander selbständiger verhalten, als die Musculi interossei pedis heraus. Von den mehr plantar liegenden Sehnen der langen Beuger und den Bäuchen des kurzen scharf gesondert, bilden sie auf einem, die Basen der Metatarsalia treffenden Querschnitte eine continuirliche Reihe, welche von der lateralen Seite des ersten Metatarsale bis zum lateralen Fussrande sich erstreckt und aus sieben isolirten Gebilden besteht. Je zwei von ihnen sind für die fünfte, vierte und die dritte Zehe bestimmt, während der zweiten nur ein einziger Muskel zukommt. Entsprechend der vierseitigen oder keilförmigen Gestalt, welche die Basen der Metatarsusknochen auf dem Querschnitte zeigen, und der innigen Berührung derselben unter einander, liegen die sieben Muskeln ausschliesslich an den plantaren Seiten der Knochen.

Auf den folgenden Schnitten nehmen die Metatarsalia allmälig eine rundlich ovale Form an mit dem grössten Durchmesser in dorsoplantarer Richtung, ohne dass sie ihre Berührung unter sich aufgeben, welche der ovalen Form entsprechend nur noch eine beschränktere sein kann. Die Muskeln erweisen sich diesem Verhalten des Skeletes eng angepasst, indem einzelne von ihnen in die plantar von der Berührung der Metatarsalia entstandenen Spalten sich einzwängen. Auf den weiter nach den Zehen zu folgenden Querschnitten prägt sich diese Erscheinung immer deutlicher aus, indem sich drei von den Muskeln als an diesem Processe betheiligt herausstellen.

Während die ovalen Querschnittsbilder der Metatarsalia proximal lange in unmittelbarer Berührung bleiben, so findet eine Aus-

nahme mit dem ersten und zweiten statt. Diese sind distal von ihren Basen weit von einander entfernt und nehmen einen Muskel zwischen sich, welcher als achter zu den Interossei sich hinzugesellt. Auf dem Querschnitte ist er von dreiseitiger Gestalt, mit zum Dorsum gerichteter Basis. Die Gesammterscheinung dieser Verhältnisse stellt sich am ausgeprägtesten auf einem Querschnittsbilde dar, welches etwa der Mitte des Metatarsus entnommen und in Fig. 1 gegeben ist.

Die Metatarsalia sind daselbst von rundlicher oder ovaler Form, mit Ausnahme des dreiseitigen ersten, welches die vier lateral von ihm gelegenen an Umfang um Bedeutendes überragt; unter den vier lateralen zeichnen sich das zweite und das fünfte vor den beiden übrigen durch ihre Kleinheit aus. Während das erste und zweite Metatarsale weit von einander getrennt erscheinen, so stehen die anderen mehr oder weniger durch ihre breiten periostalen Säume unter sich in naher Berührung, am ausgesprochensten der 2., 3. und 4. — Die Muskeln *d* und *pl*. welche die Gruppe der Interossei darstellen, sind sämmtlich von einander geschieden und erscheinen als selbständige Gebilde. Die vier mit *d* bezeichneten Muskeln unterscheiden sich von den drei übrigen durch ihre Gestalt und Lagerung. Der Muskel $d_1$ liegt als dreieckiges Gebilde mit gegen das Dorsum pedis gerichteter Basis zwischen dem ersten und zweiten Metatarsale, fast den ganzen Raum zwischen diesen ausfüllend; die Muskeln $d_2$, $d_3$, $d_4$ zeigen zwar ebenfalls eine annähernd dreiseitige Gestalt, ragen jedoch mit ihrer Basis tief in die Planta pedis und mit keilförmiger Spitze zwischen die vier lateralen Metatarsalia fast bis hinauf zu deren Berührungsstelle. Eine nähere Beziehung der vier Muskeln zu den lateral von ihnen gelegenen Knochen ist nicht zu verkennen. Die Muskeln $pl_1$, $pl_2$ und $pl_3$ sind rundlich oder viereckig gestaltet und liegen an den unteren plantaren Seiten des 3., 4. und 5. Metatarsale einerseits, andererseits zwischen den in die Planta hinabreichenden Muskeln $d_2$, $d_3$, $d_4$ und *f*, an Mächtigkeit stehen sie $d_2$, $d_3$, $d_4$ nur um Geringes nach, werden aber wie jene von $d_1$ an Grösse erheblich übertroffen. Der Muskel *f* liegt seitlich von $pl_3$ am lateralen Rande des Metatarsus V, ist von dreiseitiger Gestalt mit abgerundeter Basis und lehnt sich mit seiner Spitze an den lateralplantaren Rand des Knochens an.

Verfolgt man nunmehr die auf Fig. 1 dargestellten Verhältnisse weiter an den Querschnitten, welche sich den Zehen mehr und mehr nähern, so nimmt man vor Allem eine stete Abnahme der Muskel-

volumina wahr, ohne dass die Lagerungsbeziehungen derselben zu einander und zu den Skelettheilen im Wesentlichen aufgegeben wären. Allmälig in ihre Sehnen übergehend habe ich die Muskeln bis an die Kapseln der Metatarso-Phalangealgelenke verfolgen können. Die ovale Form der Metatarsalia ändert sich auf den distalen Querschnitten in eine seitlich zusammengedrückte biscuitförmige um, welche bis zu den Köpfchen der Knochen dieselbe bleibt.

Ich fasse die gewonnenen Resultate im Folgenden zusammen:

1) Die Metatarsalia sind auf dem Querschnitte an den Basen von dreiseitiger, an den Körpern von ovaler und an den distalen Abschnitten von biscuitförmiger Gestalt (ausgenommen hiervon ist der Körper des ersten, welcher eine annähernd dreiseitige Form besitzt). Die Körper des ersten und zweiten Knochen sind weit von einander getrennt, die des zweiten bis fünften hingegen berühren einander mit ihren breiten Periostschichten. Demzufolge ist

2) der Muskel ($d_1$) zwischen die beiden medialen Mittelfussknochen eingelagert; während $d_2$, $d_3$, $d_4$ mit ihren Bäuchen ausschliesslich der Planta angehören und nur bis zu den Berührungsorten zwischen die Metatarsen hinaufragen. Sie zeigen bereits eine nähere Lagerungsbeziehung zu den lateral von ihnen gelegenen Skelettheilen. Die Muskeln $pl_1$ $pl_2$ $pl_3$ sind in der ganzen Ausdehnung an den plantaren Seiten der Metatarsen anzutreffen.

3) Die Grössenunterschiede zwischen sämmtlichen Muskeln sind gering, mit Ausnahme des mächtigeren $d_1$.

4) Der Muskel $f$ liegt lateral von $pl_3$ und lehnt sich an den unteren Theil des Aussenrandes des fünften Mittelfussknochens an.

III. Embryo von circa 6 Cm. in Scheitel-Steisslänge, rechter Fuss 0,8 Cm.

Im Ursprung der Muskeln von den plantaren Flächen der Basen der Metatarsalia und in der Gestalt der proximalen Abschnitte der Skelettheile treffen sich wieder dieselben Zustände wie am vorigen Objecte. Dagegen hat die Entfernung zwischen den Körpern der zwei medialen Metatarsalia im Verhältniss zum ganzen Fusse zugenommen, aber auch an den übrigen Knochen ist bereits eine Entfernung von einander wahrnehmbar. Während das zweite und dritte Metatarsale sich noch in der ganzen Ausdehnung berühren, so sind der dritte und vierte an ihren distalen Abschnitten auseinandergewichen, der vierte und fünfte sogar von ihren Basen an getrennt.

Dem Auseinanderweichen der Skelettheile des Metatarsus entsprechend gestalten sich die Veränderungen an den Muskeln um:

dieselben folgen jenem Processe, indem sie sich keilförmig mit ihrer dorsalen Spitze weiter zwischen die sich trennenden Knochen hineinschieben. So treffen wir, während $d_2$ noch nicht die Mitte der Metatarsalia überschreitet, $d_3$ nur in seinem distalen Abschnitte dieses zeigt, $d_1$ sogar in ganzer Ausdehnung über die Mitte gegen den Fussrücken hin sich erstreckend. In ihrer Gestalt unterscheiden die Muskeln sich von dem früheren Verhalten nicht wesentlich, doch haben sie an Mächtigkeit ihre plantaren Nachbarn $pl_1$, $pl_2$, $pl_3$ bedeutend überflügelt, welche letzteren unverändert ihre alte Lage an den plantaren Rändern der Metatarsalia beibehalten haben. Um diese Erscheinungen besser zur Anschauung zu bringen, habe ich auf Fig. 2 wieder einen etwa aus der Mitte des Metatarsus entnommenen Querschnitt abgebildet, an welchem das Wichtige am prägnantesten sich darstellt:

Das Metatarsale I hat eine dreiseitige Gestalt und ist um das doppelte so gross wie jeder der vier lateralen Knochen, welche mit Ausnahme des mehr rundlichen fünften, eiförmig erscheinen. Zwischen den weit von einander getrennten zwei medialen Metatarsalien breitet sich der Muskel $d_1$ vom Fussrücken bis zur Fusssohle aus, greift, mit seinem Bauche sich dem 2. Metatarsale eng anschmiegend, bis auf dessen plantare Seite über. Der Muskel $d_2$ liegt zwischen dem Metatarsale II und III, zwischen die er sich bis zur Mitte hinaufschiebt, im übrigen gehört er mit seinem kräftigsten Abschnitte der Planta an; $d_3$ überragt den vorigen an Mächtigkeit und an Ausdehnung zum Dorsum pedis, er hat die ihn begrenzenden Mittelfussknochen getrennt und erstreckt sich bereits bis über deren Mitte hinaus; $d_4$, an Mächtigkeit dem vorigen gleich, ist am weitesten von ihnen dem Dorsum pedis zugewandert.

Die Muskeln $pl_1$, $pl_2$, $pl_3$ haben im Wachsthum mit den vorigen nicht gleichen Schritt gehalten, denn sie sind bedeutend kleiner als jene, ihre Lage plantar von dem Metatarsale III, IV und V zwischen $d_2$, $d_3$, $d_4$ und $f$ ist dieselbe geblieben. Letzterer Muskel zeigt innigere Beziehungen zum Metatarsale V als in dem früheren Stadium, indem er bis zur Mitte des äusseren Randes desselben hinaufgerückt ist.

Die aus einer Vergleichung der Befunde an den Füssen II und III sich ergebenden Entwicklungsvorgänge am Metatarsalskelete und an den Muskeln sind kurz folgende:

1) Das vollständige Auseinanderweichen der beiden lateralen

Mittelfussknochen bis zu ihren Basaltheilen hin und der gleiche Vorgang am distalen Ende des 4. und 3.

2) Das Empordringen der Muskeln $d_3$ und $d_4$ zum Fussrücken.

3) Innigere Beziehungen des Muskels $f$ zum Aussenrande des fünften Metatarsusknochens.

IV. Embryo von 10 Cm. Steiss-Scheitellänge, Fuss von 1,6 Cm.

An diesem Präparate sind die in den zwei früher beschriebenen Stadien angebahnten Zustände sehr weit vorgeschritten. Im Wesentlichen stimmen die Verhältnisse sogar schon mit denen ausgewachsener Individuen überein, sie lassen sich nach dem Studium der Querschnitte folgendermassen wiedergeben: Die Muskeln entspringen gemeinsam von der Plantarfläche der drei Keilbeine und des Würfelbeins, um an den Basen der Mittelfussknochen als gesonderte Gebilde neben einander zu erscheinen. Ihre Querschnitte nehmen auf den folgenden distalen Schnitten mächtig zu und sind da, wo die Körper der Metatarsalia getroffen sind, von ganz anderer Gestalt, als an den jüngeren Objecten, so dass jene nur im Zusammenhang mit den Knochen zu verstehen ist. Dieser Zustand erhält sich über die grösste Strecke des Mittelfusses. Entsprechend den beiden ersten Abbildungen füge ich für dieses dritte Stadium eine gleiche hinzu, an welcher das Wesentliche dargestellt ist (Fig. 3): Sämmtliche Mittelfussknochen sind hier weit von einander geschieden, die Entfernung zwischen den 4 lateralen beträgt etwa die Länge eines ihrer Querdurchmesser, die des ersten und zweiten ist doppelt so gross. Ihre Gestalt ist eiförmig geblieben, aber ihre Grösse zu der des ganzen Fusses hat etwa um ein Drittel abgenommen, während die Grössenverhältnisse unter einander dieselben sind. Zwischen die Knochen haben sich aus der Tiefe der Fusssohle bis hinauf zum Rücken die Muskeln $d_1$, $d_2$, $d_3$, $d_4$ gelagert, welche nun nicht mehr dreiseitig sind, sondern eine vierseitige Gestalt angenommen haben. Ihre dorsalen Ränder bilden mit den entsprechenden Rändern der Metatarsalia eine schwachgebogene mit der Convexität dorsal gerichtete Linie, die Muskeln liegen deutlich den medialen Rändern der lateral an sie grenzenden Knochen an, und erstrecken sich um die Höhe der Knochenquerschnitte in die Fusssohle hinein. Die Muskeln $pl_1$, $pl_2$, $pl_3$ lagern an den schon früher für sie characteristischen Stellen und zeichnen sich namentlich durch die Grössenzunahme nach dem äusseren Fussrande hin aus.

Zum ersten Male prägt sich auf Fig. 3 der principielle Unterschied der Muskeln *d* und *pl* in auffallendster Weise aus und lässt die Eintheilung der Musculi interossei in dorsale und plantare gerechtfertigt erscheinen. Für den Vorgang an den dorsalen Muskeln bis zu der in Fig. 3 dargestellten hochentwickelten Form hat man sich vorzustellen, dass das schon auf Fig. 2 bemerkbare Auseinanderweichen der Metatarsusknochen und ein gleichzeitiges Einrücken der Muskeln in die entstehenden Zwischenräume sich in Wirksamkeit befand [1].

---

[1]) Die für die Musculi interossei pedis geschilderten Entwicklungsprocesse gelten auch im Wesentlichen für die entsprechenden Muskeln der Hand, ein rascheres sich Abwickeln dieser Processe und eine verschiedene Auswahl der zu dem Wandern an den Handrücken sich anschickenden Muskeln der Interosseusgruppe sind, so weit ich es beobachten konnte, die einzigen tiefer greifenden Verschiedenheiten an den gleichen Muskeln der Ober- und Unterextremität. Auch in der Veränderung der Lage der Mittelhandknochen zu einander treffen wir wieder ähnliche Zustände an.

Zur Untersuchung standen mir die Hände eines 2,3 und eines 3 Cm. grossen Embryo (Scheitel-Steisslänge) zu Gebote. Durch das Aufhellen der Objecte in Glycerin konnte die Lage der Metacarpalia zu einander bequem unter dem Mikroskope studirt werden: An der Hand des kleinsten der zwei Embryonen haben die Metacarpen die Gestalt einer Rheinweinflasche mit distal gerichtetem Halse, sie berühren sich einander ganz unmittelbar in den proximalen zwei Dritteln ihrer Länge und trennen sich erst da, wo sie sich halsförmig verjüngen. Durch die Untersuchung derselben in Querschnitte zerlegten Hand konnten diese Angaben controlirt und als richtig erwiesen werden. Dies betone ich ausdrücklich im Hinblick auf die in der Literatur sich findenden Abbildungen der Oberextremitäten früher embryonaler Stadien (siehe HENKE und REYHER, welche bei einer halb so grossen Hand als der von mir untersuchten die Metacarpen in ihrer ganzen Ausdehnung von einander getrennt darstellen). Die Muskelgruppe der Interossei, welche erst in schwachen Umrissen und nicht scharf von einander gesondert, aber deutlicher als am Fusse desselben Fötus vorhanden ist, findet sich auf dorsovolaren Querschnitten an der Volarfläche der Metacarpen vor. Der Daumen erweist sich distal in sehr grosser Ausdehnung vom zweiten Metacarpale getrennt, doch berühren sich beide noch an den Basen. Der erste dorsale Interosseus rückte dem entsprechend, so weit es sich überhaupt bei der schwierigen Erkennung der Muskelcontouren bestimmen lässt, weiter dorsalwärts, dem zweiten Metacarpale anliegend. — Die Zustände sind sehr erheblich vorgeschritten an der Hand des 3 Cm. langen Fötus: Die Metacarpalia berühren sich (die Untersuchung ist in gleicher Weise nach der Aufhellung in Glycerin vorgenommen) unmittelbar nur noch in dem proximalen Viertel ihrer Länge, sind im Uebrigen fast um ihre Breite von einander getrennt. Ausgenommen hiervon ist das erste und zweite Metacarpale, welche nirgends mehr in naher Beziehung zu einander stehen. Aus der ursprünglich volaren Lage der Interosseusgruppe sind drei andere ihrer Muskeln gegen das Dorsum der Hand und zwischen die Metacarpalia gewandert. Zwei von ihnen stehen zum dritten, je eins zum zweiten und vierten Metacarpale in enger

Auch an dem Muskel *f* sind Veränderungen eingetreten. Er unterscheidet sich in Fig. 3 von den früheren zwei Stadien sowohl durch grössere Mächtigkeit als durch andere Lagerung. Sein Volumen entspricht fast dem der Interossei dorsal., seine Lage ist plantar an der Aussenseite des fünften Metatarsale bis hinauf zum Fussrücken. Während alle Fasern der übrigen Muskeln quer getroffen sind, so erscheinen in den dem Knochen nächst liegenden Partien des *f* schräg durchschnittene Fasern, welche an die Aussenfläche des Metatarsale V sich zu inseriren scheinen.

In Fig. 3 sind für die Interossei im Wesentlichen schon die Verhältnisse so ausgebildet, wie sie sich am Fusse des Erwachsenen darstellen (vergl. Pansch: Modell des Beines[1]) und Aeby's Querschnittsbild vom Erwachsenen[2]). Nur in unbedeutenden Puncten findet noch eine weitere Veränderung statt, diese ist in den ersten Anfängen auf Fig. 4 durch die Abbildung eines 8,5 Cm. grossen Fusses sichtbar gemacht. Während bisher die dorsalen Muskeln allein in enger Beziehung zu den lateral gelegenen Knochen standen, wie dieses auf Fig. 4 in noch höherem Grade ausgesprochen ist, so kommt jetzt noch die Anlagerung der Muskeln an die medial gelegenen Metatarsalien zu Stande, mit Ausnahme des Muskels $d_1$, welcher meist vom ersten Metatarsale getrennt bleibt (die Zweiköpfigkeit dieses Muskels wird weiter unten berücksichtigt werden). Die Anlagerung der Muskeln $d_2$, $d_3$ und $d_4$ an die medialen Knochen ist anfangs nur für den plantaren äusseren Rand (Fig. 4) der betreffenden Mittelfussknochen ausgebildet und rückt erst später weiter dorsalwärts vor. Da dieser Process sich jedoch nicht als ein für alle 3 dorsalen Muskeln gleichzeitiger erwies, so erschien es mir nöthig, an noch kleineren als 8 Cm. langen Füssen durch Präparation den

Berührung. Der erste dorsale Muskel ist am weitesten gegen den Handrücken hin gerückt.

[1]) Sägeschnitt-Modelle des menschlichen Körpers nach gefrorenen Leichen von Ad. Pansch. Kiel 1876.

[2]) Dr. Chr. Aeby. Der Bau des menschl. Körpers. Leipzig 1871. pag. 456. Auf Aeby's Abbildung eines Querschnittes durch den Mittelfuss des Erwachsenen tritt uns ausser der innigen Beziehung der drei lateralen dorsalen Muskeln zu beiden sie begrenzenden Metatarsen unter Anderem die bogenförmige Linie auf, welche durch den unteren Rand der Interossei gebildet wird. Die damit in Zusammenhang stehende verschiedenartige Ausbildung der Muskeln ist bedingt durch die mächtig entwickelten Muskeln der Grosszehe, zweitens mache ich auf die ungleiche Mächtigkeit der dorsalen und plantaren Gebilde aufmerksam.

Vorgang zu studiren. An einem 3 Cm. langen Fusse (Fig. 5) entspringt $d_1$ vom zweiten, $d_2$ hauptsächlich vom dritten, aber auch vom zweiten Metatarsus, $d_3$ zum grössten Theil vom vierten und nur wenige seiner Fasern im proximalen Abschnitte vom dritten, $d_4$ hingegen kommt ganz allein vom fünften Mittelfussknochen. Dieses Verhältniss ändert sich allmälig, indem an grösseren Objecten die Ursprungsfasern des $d_3$ vom dritten Metatarsusknochen an Zahl zunehmen und endlich auch $d_4$ mit seinen Fasern auf den vierten Mittelfussknochen wandert, bis schliesslich alle drei äusseren dorsalen Muskeln zweiköpfig geworden sind. An den Füssen von ausgetragenen Früchten ist dies fast stets der Fall, auch haben sich bei ihnen bereits Ursprungsfasern vom ersten Metatarsale für $d_1$ entwickelt.

Bezüglich der Zweiköpfigkeit der dorsalen Muskeln komme ich also zu dem Schlusse, dass sich eine solche in frühen Perioden nicht vorfindet, dass sie vielmehr sich, während der embryonalen Zeit nach und nach, und zwar zuerst am Muskel $d_2$, dann an $d_3$ und endlich an $d_4$ und $d_1$ entwickelt.

Nach der Kenntnissnahme dieser Entwicklungsvorgänge sind auch mannigfache Varietäten dieser Muskeln betreffende Angaben leicht zu verstehen, so die Angabe Sömmering's[1], dass die Aussenköpfe des 2., 3. und 4. dorsalen Interosseus die mächtigsten seien, ferner die Angabe der Einköpfigkeit des einen oder des anderen Muskels[2]. Diese Zustände repräsentiren einzelne Stadien, welche die Muskeln in ihrem oben beschriebenen Entwicklungsgange durchlaufen. Für die Angabe Theile's[3], dass $d_2$ allein vom zweiten Metatarsale ent-

---

[1] Sömmering's Muskellehre 1791.

[2] Macalister. The Transactions of the Royal Irish Academy. Vol. XXV P. I. pag. 126. Macalister gibt in seiner verdienstvollen Zusammenstellung aller am Menschen beobachteten Muskelvarietäten an, dass zuweilen der erste und vierte dorsale Interosseus einköpfig seien. — Dass die Einköpfigkeit gerade am vierten dorsalen Muskel beobachtet wurde, ist am verständlichsten, da ja gerade dieser am letzten Beziehungen zu seinem medialen Metatarsale erhält. — Die Einköpfigkeit aller dorsalen Muskeln habe ich am Erwachsenen nicht ganz selten ausgeprägt gesehen, in ähnlicher Art, wie ich es für die jugendlichen Zustände in Fig. 5 abgebildet habe.

[3] Sömmering's Lehre von den Muskeln, umgearbeitet von F. W. Theile 1841. pag. 372. Nach Theile's, jetzt ganz verlassener Eintheilung der Interossei in drei äussere und vier innere, ist unser zweiter dorsaler Muskel ($d_2$) der erste. Es ist nun gerade $d_1$ derjenige Muskel, welcher als Erstling das Spatium interosseum gewonnen hat und daher mit Unrecht durch Theile von den 3 übri-

springe, muss die Erklärung aus frühen Stadien hergeleitet werden, in denen der Muskel noch in der Planta lag, sich beim hinaufwärts Wandern zum Dorsum pedis nicht dem dritten, sondern dem zweiten Metatarsale anlehnte und die Beziehungen bewahrt hat.

Eine eingehende Betrachtung gebührt vor dem Schlusse dieses Capitels noch dem Muscul. flexor brevis digiti V. Die fortlaufende Entwicklung, welche für ihn aus den drei zuletzt beschriebenen Stadien (Fig. 1—3 *f*) zu entnehmen ist, besteht in der Veränderung seiner Lagerungsbeziehung zum fünften Mittelfussknochen. Während er anfangs (Fig. 1 *f*) nur minimal in plantar-lateraler Berührung mit dem Metatarsale V steht, so ist der Muskel in Fig. 3 *f* bereits an dessen ganze Aussenfläche bis zum Dorsum hinauf gerückt. Zugleich finden sich, als Unterschied von den jüngeren Stadien schräg getroffene Muskelfasern vor, welche zur Vermuthung Veranlassung geben, dass sich ein verschiedener Faserverlauf des Muskels entwickelt hat. Diese schräg getroffenen, lateral gelegenen Fasern inseriren muthmasslich an die Aussenfläche des Metatarsusknochens und würden als solche das als Musculus opponens digiti quinti beschriebene Gebilde repräsentiren. Die für die den Opponens beim Erwachsenen beschriebene Selbständigkeit prägt sich zum ersten Male auf der Fig. 4 aus, auf welcher eine vollständige Trennung des seitlich vom Metatarsale befindlichen Muskels in zwei Portionen wahrnehmbar ist, von denen die dorsale den Opponens, die plantare den Flexor darstellt. Die für den Opponens aus den Querschnittsbildern gewonnene Anschauung lässt sich dahin formuliren, dass dieser Muskel ursprünglich kein dem Fusse zukommendes selbständiges, vielmehr ein erst allmälig aus dem Flexor brevis entstandenes Gebilde ist (da die lateralen zur Aussenfläche des Metatarsale gehenden Fasern anfänglich fehlen, später noch mit dem Flexor zusammenhängen und sich erst noch später in Fig. 4 gesondert haben). Diese meine Annahme suchte ich durch weitere Untersuchungen zu prüfen und kam durch die Präparation von Füssen von Embryonen des verschiedensten Alters sowie von Neugebornen zu folgendem Ergebnisse:

An den kleinsten drei Objecten[1]), welche noch für eine unter der Präparirlupe vorzunehmende Untersuchung tauglich waren und von denen zwei 1 Cm., eines 1,3 Cm. maassen, konnte von einer

---

gen dorsalen getrennt wird. In der Zweiköpfigkeit ist ein späteres und unwesentlicheres Merkmal zu ersehen.

[1]) Es wurden nie von einem Individuum beide Füsse verwendet.

Opponensbildung noch gar nichts wahrgenommen werden, insofern der Flexor brevis als ein plantar vom fünften Mittelfussknochen gelegener mächtiger Muskel nur mit parallelen Fasern von der Sehnenscheide des Musc. peroneus long. und der Basis des Metatarsale V entspringend an die Kapsel des fünften Metatarsophalangealgelenkes inserirte. An dem älteren Präparate von 1,3 Cm. Länge griffen aber schon einige Muskelfasern auf die laterale Fläche vom Köpfchen des fünften Mittelfussknochens über, ohne dass sie ihren geraden Verlauf eingebüsst hätten.

Während an diesen drei jüngsten Füssen von einer Opponensbildung keine Andeutung sich nachweisen lässt, so treten an den folgenden elf untersuchten Objecten, in der Grösse von 2,2—4,2 Cm., die ersten Anlagen jenes Muskels auf, an welche sich alle folgenden Stadien unmittelbar anreihen lassen. In dem Endgliede derselben ist der Opponens bereits ein ansehnliches Gebilde geworden. An den jüngsten Füssen dieser Reihe erscheint der Flexor brev. mit seinem Ursprunge weiter proximal gerückt, befestigt sich nicht nur an die Gelenkkapsel und das Köpfchen, sondern auch mit etwas schräg verlaufenden Fasern an den distalen Abschnitt der Aussenfläche des Metatarsale V. Die entwickelteren Formen unterscheiden sich von jenen dadurch, dass die zum Aussenrande verlaufenden Muskelpartien des Flexor brev. immer mächtiger werden und weiter proximal inseriren, um schliesslich an die ganze Aussenfläche des Metatarsale V bis hinauf zum Dorsum des Fusses sich anzuheften. Der Faserverlauf wird in den prägnantesten Zuständen, welche an den grössten der elf Füsse sich antreffen, ein fast querer (vom medialen zum lateralen Rande des Metatarsale).

Als das Characteristische für die Reihe dieser elf Objecte hebe ich, namentlich in Bezug auf die nächstfolgenden, hervor, dass Flexor und Opponens d. h. die zum Metatarsale gehenden Fasern im Ursprung und in der Insertion vollkommen zusammenhängen, der Opponens in der That als nichts Anderes als ein nur künstlich abtrennbarer Theil des Flexor aufgefasst werden kann.

Die nächst älteren Stadien weichen im Wesentlichen von den vorigen in der immer innigeren Beziehung ab, welche der Flexor brev. nicht allein zur Aussen-, sondern auch zur Plantarfläche des fünften Metatarsale gewinnt. Unter diese Kategorie lassen sich die von mir untersuchten Füsse bis zur Grösse von ungefähr 6 Cm. begreifen, deren ich acht zur Verfügung hatte: der Flexor brev. entspringt von der Sehnenscheide des Peroneus longus sowie von der

Basis des Metatarsale V und inserirt einmal an die plantare Fläche der Gelenkkapsel und die Aussenfläche dieses Metatarsusknochens, zweitens greift er mit den tiefen, dem Knochen aufliegenden Fasern auf die Plantarfläche des Metatarsale über. Zugleich vollzieht sich, sei es durch rascheres Wachsthum der Fasern des Flexor brev. oder durch die Anlagerung des Abductor digiti V an den Flexor bedingt, eine Lagerungsveränderung mit dem Opponens, welche an den noch grösseren Objecten viel ausgesprochener ist: der Muskel kommt nämlich mit seinem Ursprunge allmälig an die dorsale Fläche des Flexor zu liegen, während er vorher nur die lateral abgezweigten Fasern desselben vorstellte.

Bei den folgenden neun Füssen von menschlichen Embryonen, in der Grösse von 7,5—9 Cm., ist der Ursprung des Opponens von der dorsalen Fläche des Flexor deutlich ausgebildet. Beide Muskeln inseriren in der Regel nicht mehr im Zusammenhange, sondern der Opponens ist sogar in den weitaus häufigsten Fällen gleich nach dem Ursprunge vom Flexor getrennt und heftet sich erstens an die Plantar-, zweitens an die ganze Aussenfläche des fünften Metatarsale fest. Schon an den Füssen dieser Grösse sind die Opponensfasern nicht mehr einfache Ablösungen vom Flexor, sondern es findet sich zwischen Opponens und Flexor, am Ursprunge des ersteren eine Art Zwischensehne vor, durch welche dem Opponens auch im Ursprunge eine grössere Selbständigkeit verliehen wird. Wie ich es zwei Male an den letzten Objecten habe beobachten können, trennt sich mitunter der Opponens auch im Ursprunge vom Flexor und entspringt dann, vom Flexor bedeckt, sowohl von der Basis des Metatarsale V als auch der Sehnenscheide des Peroneus longus. Zuweilen bezieht der Flexor an den grössten Objecten Ursprungsfasern vom Aussenrande des fünften Mittelfussknochens, durch welche die Insertionen der Opponensbildungen zum Theil bedeckt sind und bei oberflächlicher Betrachtung der Objecte vermisst werden können.

Im Rückblick auf die geschilderten Verhältnisse scheint die Ausbildung des Opponens, so weit sich nach dem untersuchten Materiale überhaupt eine feste Ueberzeugung ausbilden konnte, in den verschiedenen embryonalen Stadien eine verschieden mächtige zu sein. Der Muskel entfaltet sich von dem Momente seines ersten Erscheinens an sehr rasch und regelmässig bis zu einer Mächtigkeit, welche der des Flexor nicht nachsteht, häufig sogar diese übertrifft. Wie mir aus den Untersuchungen der bis circa 7 Cm. grossen Füsse hervorzugehen scheint, beharrt der Opponens in der Regel im Gleichgewichte

mit der Mächtigkeit des Flexor, während er an Füssen zwischen 8 und 9 Cm. bei vollständiger Differenzirung nicht selten an Mächtigkeit seines Volumen eingebüsst hat. Wenn das aber der Fall ist, wofür der Breitegrad noch durch zahlreichere und sorgsame Beobachtungen festgestellt werden muss, so würde es vor Allem wichtig für uns sein, dass schon während des embryonalen Lebens an dem Opponens sich Andeutungen einer Rückbildung einstellen, welche für den Fuss des Erwachsenen unstreitbar in höherem Grade ausgeprägt sind. Während ich an den oben erwähnten 31 embryonalen Füssen, mit Ausnahme der drei jüngsten, an denen, wie erwähnt, noch kein Opponens ausgebildet ist, niemals diesen Muskel vermisste, ihn sogar meist als ein ansehnliches Gebilde vorfand: so fehlt nicht ganz selten an den Füssen Erwachsener eine jegliche Andeutung der Opponensfasern. Häufig ist derselbe, wenn er vorhanden, minimal entwickelt und vom Flexor in der Insertion getrennt, nur selten erreicht er eine grosse Mächtigkeit. Das Bild, welches sich nunmehr in ganzer Ausdehnung von den Entwicklungsvorgängen am Opponens entwerfen lässt, gestaltet sich in seiner Mannigfaltigkeit folgendermassen: in den frühesten Perioden fehlt dem menschlichen Fusse jegliche Andeutung einer Opponensbildung der kleinen Zehe. Erst durch die Aberration von Insertionsfasern des Flexor brevis auf das Köpfchen und die Aussenfläche des fünften Metatarsale wird allmälig die Anlage eines Opponens bemerkbar, welcher in der nunmehr eingeschlagenen Richtung an älteren Objecten weiter ausgebildet ist, und schliesslich dient die ganze Aussenseite des fünften Metatarsale zur Insertion des Muskels. An Präparaten aus späteren Embryonalperioden erscheinen Flexor- und Opponensfasern in ihren distalen Abschnitten getrennt, so dass der Opponens eine immer grössere Selbständigkeit erreicht, je weiter die Trennung vor sich geht. Zu gleicher Zeit kommt der nunmehr gesonderte Opponens an die untere Fläche des Flexor zu liegen. Dieser Zustand bleibt durch alle Lebensperioden hindurch bestehen, jedoch zeigt der Muskel beim Erwachsenen eine Abnahme seines Umfanges und kann bis zum gänzlichen Schwunde rückgebildet sein. Diese Zustände finden sich so überaus häufig, dass ich sie als Regel aufstellen könnte. Wenn daher Autoren wie Henle[1] den Opponens als regelmässigen Bestandtheil der Fussmuskeln aufzählen, so kann ich dem gegenüber mich nur auf die vorerwähnte

[1] Handbuch der systemat. Anat. d. Menschen 1871. Bd. I. pag. 324.

leicht zu bestätigende Thatsache beziehen; wenn aber der Flexor und Opponens, im Falle, dass er vorhanden, als zwei selbständige Muskeln aufgefasst werden, so muss man sich stets vergegenwärtigen, dass der Opponens ursprünglich als ein Theil des Flexor sich herausstellte, welcher erst später einen verschieden ausgebildeten Grad der Selbständigkeit sich errang[1]).

## B. Kleine Muskeln der grossen Zehe.

Nicht minder auffallende Veränderungen, wie die soeben an den musculi interossei pedis geschilderten, spielen sich während der Entwicklung des Menschen an den in der Planta gelegenen kurzen Muskeln der grossen Zehe ab. Am ausgeprägtesten finden sich diese Veränderungen an dem queren Kopfe des Adductor hallucis vor.

### a. caput transversum musc. adductor. halluc.

Nach Angabe der meisten Autoren[2]) entspringt der Muskel mit zwei oder drei Dentationen an der unteren Kapselwand der Metatarsophalangealgelenke und den ligamenta capitulorum plantar. Seine Dentationen entsprechen nach Henle[3]) den Gelenken der fünften und vierten oder vierten und dritten oder auch der drei lateralen Zehen. Verschieden von diesem am ausgebildeten Individuum fast

---

[1]) Die Opponensbildungen beim Menschen sind nicht allein auf die fünfte Zehe beschränkt. Auch für die vierte habe ich zweimal an einem 5 Cm. und 5,5 Cm. grossen Fusse eine solche beobachten können. Besonders auffallend und ausgebildet war der Opponens digiti IV in dem einen Falle, in welchem gemeinsam mit dem Musc. plantar. II von der Sehnenscheide des m. peroneus long. und der Basis des Metatarsale IV ein starker Muskelbauch entsprang, welcher sich einmal an die ganze Aussenfläche des vierten Metatarsale anheftete und mit seinen Fasern oberhalb des Köpfchens auf die plantare Fläche bis an die Fasern des M. interosseus plantar. secund. erstreckte. Diesen Muskel halte ich für einen Theil des genannten Interosseus, entstanden durch das Uebergreifen von dessen Insertionsfasern auf das Metatarsale IV. Derartige Aberrationen der Insertionen auf den 4 Mittelfussknochen habe ich noch zwei Mal auch von dem muscul. inteross. dorsal. quartus beobachten können.

[2]) Hyrtl. Lehrb. d. Anatomie d. Menschen pag. 495. Nach Hyrtl entspringt der Muskel nur selten vom fünften Zehengelenke. — Quain-Hoffmann, Lehrb. d. Anat. 1870. pag. 384. Nach Q. Hoffmann entspringt das caput transversum von den Tarsalenden des 3. und 4. Mittelfussknochens. — Cruveilhier. Traité d'Anatomie descriptive. 3ème Edit. Vol. II. Paris 1851. p. 414.

[3]) Henle. Handb. der system. Anat. d. Menschen 1871. Bd. I. 3. p. 322.

constant sich findenden Verhalten ist die an jugendlichen Objecten des Caput transversum, während die Insertion des Muskels gemeinsam mit dem schrägen Kopfe des Adductor hallucis an das laterale Sesambein und die Aussenfläche der Grundphalange der ersten Zehe in frühen wie späten Stadien dieselbe bleibt.

Die jüngsten Objecte für die Untersuchung bilden die bereits für die Interossei benutzten, in Querschnitte zerlegten embryonalen Füsse. An den kleinsten von ihnen (0,5 Cm. Länge) ist das aus den Querschnitten construirte Bild folgendes: Der quere Kopf des Adductor entspringt unterhalb der Basaltheile der Metatarsalien von der die Interossei bedeckenden Fascie und erstreckt sich mit seinen Ursprungsfasern, welche unmittelbar lateral neben dem schrägen Adductorkopfe beginnen, bis in die Gegend des vierten Metatarsale. Die Faserrichtung ist eine fächerförmige und zeigt nie einen queren Character. Der Muskel erstreckt sich also mit seinen Ursprungsfasern noch nicht bis in die Gegend der Metatarsophalangealgelenke und ist auf den bis in die Mitte der Metatarsalien fallenden Querschnitten am mächtigsten (Fig. 1 *atr*), weiter distal nimmt er immer mehr an Mächtigkeit ab, so dass schon auf den Schnitten, welche etwa das distale Drittel der Metatarsalien treffen, Ursprungsfasern vom lateralen Fussrande nicht mehr mit Sicherheit nachgewiesen werden können.

Im engeren Anschlusse an die soeben geschilderten Zustände stehen diejenigen eines um 0,3 Cm. grösseren Objectes. Während das caput transversum am vorigen Fusse gleich unterhalb der Basaltheile der Metatarsalia angetroffen wurde, so erscheint es hier zum ersten Male, bei der Durchsicht der Präparate von der Fersengegend an, deutlich etwas proximal von der Mitte der Metatarsalia und zwar nicht mehr im unmittelbaren Anschlusse an das caput obliquum des Adductor, sondern getrennt von ihm. Es erstreckt sich ferner nicht bis zum vierten Metatarsale lateralwärts, sondern bis an das fünfte (Fig. 2 *atr*). Bis zum distalen Drittel nimmt der Muskel noch an Mächtigkeit zu, indem er einen immer mehr queren Verlauf sich aneignet: dann verlieren sich aber rasch die lateralen Ursprungsfasern und der Muskel vereinigt sich schliesslich mit dem schrägen Kopfe des Adductor hallucis. Bis in die Gegend der Metatarsophalangealgelenke ist der Muskelursprung nicht zu verfolgen. Auch hier ist die Anordnung der Muskelfasern noch eine fächerförmige, aber der Zusammenhang der proximal gelegenen Ursprungsportion mit dem schrägen Kopfe (*ao*) ist eingebüsst worden, während andererseits

die Ursprungsfasern sich nicht bis auf den distalen äusseren Fussrand ausgedehnt haben.

Ganz anders als an diesen beiden Objecten gestalten sich die Verhältnisse an dem sehr viel ausgebildeteren Fusse von 1,6 Cm. Länge. Der Muskel ist ein sehr entwickeltes Gebilde, hat seine fächerförmige Faseranordnung sowie den schrägen Verlauf fast ganz verloren. Seine Fasern entspringen am mächtigsten vom äusseren Fussrande an der die Interossei überkleidenden Fascie, proximal von den Metatarsophalangealgelenken, aber der Muskel nimmt auch von den Kapseln des fünften und vierten jener Gelenke mit schwächeren Fasern seinen Ursprung. Der Character des Faserverlaufes ist, abgesehen von wenigen schwachen, schrägen Bündeln, die sich medial an den Hauptmuskelbauch anschliessen, ein ausschliesslich transversaler. Erst hier darf der Muskel den Namen eines »caput transversum« mit vollem Rechte beanspruchen. Entsprechend diesem Verhalten kann von dem Muskel auf Fig. 3, als einem Abbilde der mit Fig. 1 und 2 nahezu correspondirenden Stelle, noch nichts wahrgenommen werden, erst auf den weiter distal sich anschliessenden Querschnitten tritt er uns als mächtiger Muskel entgegen.

Es ist leicht, sich den weiteren Entwicklungsprocess bis zu dem im Fusse des Erwachsenen bestehenden Ausbildungsgrade vorzustellen. Es schwinden nämlich allmälig auch die vom äusseren Fussrande entspringenden Fasern, während sich die medial gelegenen mehr und mehr ausbilden und Beziehung zu den Gelenkkapseln der 4. und 3. Zehe gewinnen. Der Process aber, welcher sich an den 3 verschiedenaltrigen Füssen abspielt, besteht in einem Wandern des queren Kopfes des Adductor hallucis von dem lateralen Rande des schrägen Kopfes zum äusseren Fussrande und von dessen proximalem Abschnitte zum distalen bis herab zu den Köpfchen der Mittelfussknochen und den Kapseln der 5., 4. und 3. Metatarsophalangealgelenke. Als ein nicht unwesentliches Merkmal, das sich an dem betreffenden Muskel der späteren embryonalen und postembryonalen Stadien ausbildet, ist die stete Abnahme seiner Mächtigkeit hervorzuheben. Bei älteren Individuen finden sich meist fibröse Züge eingewebt, während die Muskelfasern mehr und mehr schwinden. Durch das allmälige Schwinden des Muskelvolumen und die Lageveränderung der Ursprungsfasern, durch welche Ursprung und Insertion sich einander nähern, erhalten wir eine Erklärung für das gänzliche Fehlen des Muskels, wie es nicht ganz selten zur Beobachtung gelangt

und bereits von Böhmer[1] beschrieben, sowie auf dem hiesigen Präparirsaale wiederholentlich gesehen ward. Auch die von mir dreimal beobachtete mächtige Ausbildung des Ursprungs des caput transversum findet in der Entwicklung des Muskels ihre Erklärung. In diesen Fällen breitete sich der Muskel fächerförmig aus, vom lateralen Rande des schrägen Kopfes continuirlich bis zu den Phalangometatarsalgelenken, wie es sich an den Füssen von Neugebornen und denen aus der letzten embryonalen Zeit sehr häufig noch trifft[2]. Die hier abnorm vorhandenen Zwischenportionen nehmen von der tiefen Plantarfascie ihren Ursprung.

### b. Caput obliquum musc. adductor. hallucis.

Die einzige Lagerungsveränderung, welche sich am schrägen Adductorkopfe während der Embryonalzeit vollzieht, ist in dessen Verhältnisse zum medialen Bauche des kurzen Beugers der Grosszehe zu suchen, von welchem er in dem frühesten von mir untersuchten Stadium gänzlich getrennt erscheint (Fig. 1 *ao*); in einem späteren (Fig. 2 *ao*) hingegen nur noch ein wenig geschieden ist, um in einer noch späteren Zeit völlig mit ihm zu verschmelzen (Fig. 3 und 4 *ao* u. *fm*).

Als einen fernerhin von Wichtigkeit erscheinenden Punct hebe ich hervor, dass die Insertion des Muskels an allen jugendlichen Füssen, welche ich in grosser Anzahl darauf hin untersuchte, sich in nichts von dem Zustande des Erwachsenen unterscheidet. Der Muskel heftet sich nämlich für alle Fälle an das laterale Sesambein und die Aussenfläche der Grundphalange der grossen Zehe an. Für die Fälle daher, in denen der schräge Kopf des Adductor nicht allein zur Grosszehe, sondern auch mit starken Muskelbündeln an die Kapsel oder die Grundphalange der zweiten Zehe verläuft, darf an keinen Anklang an embryonale Zustände, d. h. an ein Fortbestehen derselben gedacht werden. Deshalb glaube ich auch in dem von Henle[3] aufgeführten Falle nicht eine

[1] Observationum anatomicorum fasciculus I. Halae 1752 (cf. Macalister).

[2] Ich habe viele Füsse aus diesen Stadien untersucht und sehr häufig einen verhältnissmässig mächtigen, weit heraufreichenden Ursprung des caput transversum wahrgenommen. Die fächerförmige Gestalt war meist vorhanden; doch erschienen in der Regel die dem Muscul. adduct. obliq. genäherten Fasern nur schwach entwickelt, als ein Zeichen ihres Schwindens

[3] Henle. Lehrbuch der system. Anat. 1871. Bd. I 3. pag. 323: Die oberflächliche Portion zur Basis der Grundphalange der zweiten Zehe verläuft unter dem queren Kopfe, d. h. an dessen plantarer Fläche.

Muskelvariation der conservativen Reihe, sondern eine erst spät gebildete Muskelabnormität erblicken zu müssen. Für diese meine Ansicht sprechen auch die vergleichend-anatomischen Thatsachen, nach welchen in den Muskelfasern zur zweiten Zehe nur dann eine Thierähnlichkeit gefunden werden dürfte, wenn der quere Kopf des Adductor nicht wie in unserem Falle dorsal sondern plantar von jenem Muskel gelegen wäre. In den Fällen, in welchen die Fasern zur zweiten Zehe ausgebildet sind, aber gleichzeitig der quere Kopf des Adductor hallucis fehlte, wie ich es verschiedene Male beobachtete, geht uns das aus der gegenseitigen Lagerung der beiden Muskeln entspringende Kriterium verloren, so dass die vergleichend-anatomischen Daten für den Muskel zur zweiten Zehe im letzteren Falle die Deutung eines zur Schicht der Contrahentes (Bischoff) gehörenden Gebildes zulassen würden. Wenn wir uns jedoch vergegenwärtigen, dass das Schwinden des queren Kopfes erst als eine secundäre Erscheinung aufzufassen ist und wir in der Embryonalzeit keine Andeutung von Adductorfasern zur zweiten Zehe zur Beobachtung bekommen: so dürfen wir mit Fug und Recht den zuletzt beschriebenen Befund in gleicher Weise auffassen wie denjenigen, bei welchem das caput transversum an der dorsalen Fläche des besagten Muskels lag, d. h. als eine abnorme, progressive Bildung.

Schliesslich seien noch einige Worte betreffs der Sehnenlagerung des langen Beugers der grossen Zehe gesagt. Die Sehne liegt nach Angabe fast aller Autoren beim Erwachsenen in dem distalen Abschnitte der Planta zwischen den beiden Köpfen des Flexor brevis hallucis. Hiegegen bemerke ich, dass in den frühesten Stadien (Fig. 1—4 *hl*) bis hinauf zur ausgetragenen Frucht die Sehne ausschliesslich an der plantaren Fläche des lateralen Kopfes (*fl*) des Flexor brev. hallucis und nicht zwischen den beiden Köpfen des genannten Muskels ihren Verlauf nimmt. Häufig erscheint sogar die Sehne des langen Beugers auf Querschnitten rings von den Muskeln umschlossen (Fig. 3 u. 4 *hl*). Auf den Fussquerschnitten Erwachsener scheint, wie aus Aeby's Abbildung zu ersehen ist, die Lagerung der Theile zu einander sich geändert zu haben und zwar durch eine mediale Verschiebung der Sehne des Flexor longus. Nach meinen Untersuchungen stimmen aber auch die Verhältnisse des Erwachsenen mit dem embryonalen überein.

Die im Capitel B gewonnenen Resultate lassen sich nunmehr in folgende zusammenfassen:

1) Der quere Kopf des Musc. adduct. hallucis steht

ursprünglich mit seinen Ursprungsfasern in nächster Berührung mit dem schrägen Kopfe, er breitet sich allmälig mit seinen Fasern gegen den lateralen Fussrand aus und wandert an demselben distalwärts bis zu den Kapseln der Metatarsophalangealgelenke. In späteren Jahren nimmt er an Mächtigkeit ab und kommt zuweilen ganz zum Schwunde.

2) Das Uebergreifen des schrägen Kopfes des Adductor hall. auf die zweite Zehe ist als ein erst in späteren Zeiten erworbener Zustand zu betrachten[1]).

3) Ursprünglich erscheinen der schräge Adductor- und der laterale Flexorkopf der grossen Zehe getrennt, um sich später mit einander zu vereinigen.

## Innervation der Interossei.

Nachdem einmal auf entwicklungsgeschichtlichem Wege der plantare Character sämmtlicher Interossei pedis, mit Ausnahme des ersten dorsalen, von welchem ein Gleiches mit Bestimmtheit nicht ausgesagt werden konnte, festgestellt worden ist, können wir die daraus hervorgehenden Beziehungen näher betrachten. Vor Allem wird es als nothwendiges Erforderniss gelten müssen, dass die Muskeln von plantaren Nerven versorgt seien, da doch ein Muskel als das Endorgan eines Nerven anzusehen ist und deshalb bei einer Lageveränderung seine ursprünglichen, typischen Verhältnisse durch das Verhalten der Innervation wird erkennen lassen. Aber auch umgekehrt muss diesem Satze seine volle Berechtigung zuerkannt werden, was für den ersten dorsalen Interosseus Geltung erhalten wird: nämlich, dass ein Muskel ursprünglich ein plantarer sein muss, wenn er von einem plantaren Nerven versorgt wird. Dieser meiner Annahme tragen nun auch in der That die Angaben fast aller Lehrbücher Rechnung, indem sie sämmtliche Musculi interossei pedis vom Nervus plantaris lateralis, einem Endast des Nervus tibialis, versorgt sein lassen. Die Angaben fand ich am Fusse jugendlicher wie erwachsener Individuen durch zahlreiche Untersuchungen auf's Genaueste bestätigt. Als um

[1] Henle l. c. Die Angaben Henle's, dass der Musc. adductor halluc. zugleich einen Interosseus plantaris repräsentire, halte ich für nicht begründet, weil sich in jugendlichen Zuständen nichts dergleichen auffinden lässt, ferner weil durch nichts die Berechtigung gegeben ist aus einem abgelösten Muskelbündel — ein solches bestimmte Henle zu seiner Annahme — sogleich ein selbständiges Gebilde sich zu construiren.

so auffallender müssen einmal die hiermit im Widerstreite stehenden Daten Cruveilhier's [1]) erscheinen, welcher Autor den ersten dorsalen Interosseus Aeste vom Nervus peroneus prof., einem dorsalen Nerven, empfangen lässt; zweitens die sehr speciellen und ausführlichen Angaben Henle's [2]), welcher sowohl jene Cruveilhier's bestätigt, als auch noch hinzufügt, dass der Nervus peroneus prof. den drei anderen lateralen, schon vom N. plantar. later. versorgten, dorsalen Muskeln gleichfalls Aestchen zusende. Für wichtig und schätzenswerth halte ich die letztere Angabe der Interosseus-Innervation aus zwei verschiedenen Nervengebieten; während ich die erstere der alleinigen Versorgung des Interosseus dorsalis primus durch den Nerv. peroneus prof. als eine dem Thatbestande widersprechende zurückweisen muss. Den in der ersten Angabe obwaltenden Irrthum kann ich mir nur durch die Annahme verständlich machen, dass eine Verwechslung mit einem *im ersten Interstitium interosseum verlaufenden* Nerven stattgefunden hat [3]). Für die doppelte Innervation der drei lateralen Muskeln hingegen, deren Richtigkeit hier nicht beanstandet sein soll, finde ich einzig und allein darin eine genügende Erklärung, dass die Musculi interossei keine einfachen, sondern aus zwei Muskelgruppen zusammengesetzte Gebilde seien, zusammengesetzt aus einem plantaren und einem dorsalen Muskel. In wie weit dieses Postulat in Wirklichkeit erfüllt wird, soll in den folgenden Blättern dargethan werden.

Da nun der einzige am Fussrücken sich vorfindende Muskel, um den es sich bei der Frage nach Beziehungen der Interossei zu einem fremden Gebiete handeln kann, der Musculus extensor digitorum brevis ist und dieser erst dann mit den Interossei in irgend welche Berührung zu treten vermag, nachdem dieselben aus der Planta an das Dorsum pedis getreten sind, was, wie oben gezeigt worden ist, in einer immerhin späten Fötalperiode erfolgt, so lag der Gedanke nahe, einer allmäligen dorsoplantaren Muskelverbindung nachzuspüren. Eine solche aufzufinden ist mir gelungen. Indem ich die Art des Vorganges zu schildern mich anschicke, werde ich

---

[1]) Cruveilhier. Tr. d'Anat. descript. T. IV pag. 587 et 597.

[2]) Henle's Angaben verweisen auf ein Werkchen Rüdinger's, auf das ich später noch zu sprechen komme.

[3]) Vom inneren Aste des Nerv. peron. prof. spaltet sich in der Regel ein Ast ab, welcher mit der arter. dorsal. ped. zwischen den Köpfen des ersten dorsalen Interosseus zur Planta tritt, um sich an den Knochen (?) und die Kapsel des 1. Tarsometatarsalgelenkes zu verbreiten.

in der Darstellung eine Anzahl, am Extensor brevis aufgefundener, Varietäten beschreiben müssen, welche, wenn sie aneinander gereiht werden, eine ununterbrochene Kette darstellen, die den Extensor und die Interossei innig verknüpfen.

Die folgenden Untersuchungen bezwecken daher nicht, eine Beschreibung von einfachen Muskelvarietäten zu geben und damit das schon so zahlreich angehäufte und grösstentheils unbenutzte Material durch Hinzufügung von neuem zu vermehren, sondern vermittelst jener einen Wanderungsprocess von einer Muskelgruppe zu einer anderen darzustellen. Derartige Processe werden späterhin zu eingehenderen Besprechungen auffordern, welche die Frage behandeln, in wie weit die Muskelveränderungen als nur beim Menschen entstandene Zustände, oder als verkümmerte Ueberbleibsel eines früheren anderen Organisationszustandes aufzufassen sind[1]).

Die am Musculus extensor brevis digitorum beobachteten Variationsvorgänge theile ich in drei Arten ein:

1) in diejenigen, welche sich auf Aberrationen der Insertion,

2) auf Aberration des Ursprunges,

3) auf Aberration des Ursprunges und der Insertion gemeinsam zurückführen lassen.

---

[1]) Die Stellung und Bedeutung, welche man bis auf den heutigen Tag den Variationen der Muskeln beim Menschen zugeschrieben hat, ist vielfach eine ungenügende geblieben, indem man dieselben mehr oder weniger als Curiositäten aufgefasst, oder in einer allzu kühnen Art in unmittelbaren Zusammenhang mit thierischen Befunden zu bringen gesucht hat. Was den ersteren Punct betrifft, so besteht für jede Muskelvarietät die Möglichkeit sie entweder in Zusammenhang zu bringen mit vererbten Zuständen oder mit der Neigung zu neuen Bildungsprocessen; was den zweiten Punct betrifft, so ist durch eine oberflächliche Zusammenstellung der Muskelvarietäten des Menschen mit thierischen Einrichtungen den grössten Irrthümern der Weg gebahnt; denn zwei völlig heterogene Gebilde, die nur äusserlich übereinstimmen, können leicht auf diese Weise homologisirt werden. Daher bedürfen wir, vor jedem Versuche einer Vergleichung, sicherer Kriterien, um über die Natur der Varietäten oder die Beziehung derselben zu den benachbarten Muskelgruppen Aufschluss zu erhalten. Diese sind a) in der Entwicklungsgeschichte der Varietäten zu suchen, b) in der Innervation der Muskeln, c) in den Lagerungsverhältnissen der Muskelvarietäten zu den Knochen und Weichtheilen (Muskeln, Arterien und Nerven).

Die Entwicklungsgeschichte gibt unter allen Umständen den gewünschten Aufschluss; wo die Genese nicht ermittelt werden kann, ist in den meisten Fällen die Innervation ein sicheres Auskunftsmittel, während die Lagerungsbeziehungen zu den übrigen Theilen grossen Schwankungen ausgesetzt und daher häufig unverwerthbar sind. Diese Kriterien werden im weiteren Verlaufe der Arbeit Berücksichtigung finden.

Sowie die einzelnen Bäuche des Extensor brevis sowohl functionell als auch anatomisch mehr oder weniger selbständige Gebilde sind und sich als solche ungleichartig, wenn auch in noch so geringem Grade verhalten, so zeigen sich an ihnen auch die Variationsvorgänge ungleichartig ausgebildet. Am meisten und zu den intensivsten Abweichungen ist der Muskelbauch für die erste, zweite und dritte Zehe, unter ihnen wieder der für die zweite Zehe beanlagt.

Vom Unterschenkel tritt zuweilen der Muscul. peroneus brevis in Beziehung zu den Interossei, jedoch in einer Art, welche von keiner weiteren Bedeutung für uns werden wird.

## C. Musculus extensor digitorum brevis pedis.

### a) Insertionsanomalien.

Als die einfachste Form der Insertionsanomalien nenne ich die bereits von Theile angeführte, dann bei Henle, Macalister [1]) u. a. sich findende Spaltung einer Sehne des Extensor brevis in zwei oder mehrere, welche zur selben Zehe gelangen und sich neben einander festsetzen. Diese Sehnenspaltung ist von Theile für die zweite, dritte und vierte Zehe beobachtet worden. Am häufigsten kommt dieselbe, soweit ich es gesehen habe, der zweiten Zehe zu, auf welche sich ebenfalls zum weitaus grössten Theile die folgenden Schilderungen beziehen. Indem sich der einfache Process weiter gegen den Muskelursprung hin fortsetzt, so entstehen schliesslich zwei selbständige und gleichwerthige Muskeln für eine Zehe. Derartige Befunde konnte ich verschiedentlich beobachten, an der ersten und zweiten Zehe häufig, an der dritten nur einige Male, für die vierte hingegen habe ich nichts dergleichen gesehen. An dem auf diese Weise für eine Zehe ganz neu entwickelten Gebilde treffen wir weitergreifende Umgestaltung, welche

1) als Sehnenaberration zum proximalen,

2) als Sehnenaberration zum lateralen Fussrande auftreten. Im ersteren Falle treffen wir anfangs, wie auf Fig. 7 und 12 (*ed*) für die zweite Zehe dargestellt wurde, die Sehne sich verbreiternd an die dorsale Fläche der Kapsel des Metatarsophalangealgelenkes sich anheften [2]); darauf, indem die Sehnenverbreiterung zunimmt und die dista-

[1]) Theile l. c. Henle l. c. Macalister l. c.

[2]) Sehr häufig spaltet sich der überzählige Muskel für die zweite Zehe

len muskulösen Theile zum Schwunde gelangen, sehen wir den Muskel der zweiten Zehe mit seiner Insertionssehne in Beziehung zur tiefen Rückenfascie des Fusses, welche die Interossei überzieht und in welche die Muskelsehne sich gewissermassen auflöst (Fig. 6 *d*). Hieran reihen sich unmittelbar die längst bekannten und häufigen Fälle an, in denen der Muskel an das zweite Metatarsale sich festheftet, Henle's Indicator des Fusses (Fig. 14 *ed*). Noch einen Schritt weiter und wir haben die häufigen Befunde der Insertion an die Basis eines der Metatarsalia, des zweiten oder dritten, oder sogar an die Keilbeine (Fig. 7 *ed*)[1] vor uns. Ein weiteres proximalwärts Rücken der Muskelinsertion ist mir nicht bekannt geworden. Der Process spielt sich nicht allein an der zweiten Zehe ab, sondern auch an der dritten und vierten. Für die dritte Zehe könnte ebenfalls die auf Fig. 7 dargestellte Insertion an der Basis des dritten Mittelfussknochens herangezogen werden. Auch sehr häufig zur Erscheinung kommende Insertionen eines Bündels vom dritten oder vierten Zehenstrecker an die oberflächliche Fascie des dorsalen Interosseus III und IV sind zu beobachten[2].

Die seitliche Sehnenverschiebung ist an der zweiten Zehe nach dem Grosszehenrande schon lange bekannt[3]; es bildet sich aber, was für unsere Betrachtungen von grösserer Wichtigkeit werden wird, auch eine derartige Verschiebung der Sehne nach dem äusseren Rande der ersten, zweiten und dritten Zehe aus. Auf Fig. 7 (*ed*) ist eine solche für die zweite Zehe sichtbar: ein vom Extensor hallucis brevis abgelöster Muskel inserirt an die Aussenfläche der Grundphalange der zweiten Zehe, und zwar in Gemeinschaft mit dem Muscul. inteross. dorsal. sec., mit welchem sich allmälig.

---

(Fig. 7) vom Ext. hallucis brevis ab. Daraus darf auf keine nähere Zusammengehörigkeit beider geschlossen werden. Das Muskelbündel für die zweite Zehe stammt von deren ursprünglichem Strecker her, hat sich secundär von jenem getrennt und mit dem Strecker der ersten Zehe vereinigt.

[1] Es theilt sich ein vom zweiten kurzen Zehenstrecker abgespaltener Muskelbauch in zwei Portionen, von denen die eine zur Grundphalange, die andere zur Basis des dritten Mittelfussknochens gelangt. — In dem Varietätenbuche der hiesigen Anatom. Anstalt finde ich eine Aufzeichnung, der zufolge ein derartiges Muskelbündel zwischen dem zweiten und dritten kleinen Zehenstrecker entsprang und an die Basis des zweiten Mittelfussknochens gelangte.

[2] Wood. Variations in human myology observed during the Winter 1867—68 at King's College W. beschreibt Anheftungen von Muskelbündeln an die Interossei dorsales.

[3] Henle l. c.

wie dies zahlreiche andere Objete darthun, ein ganz inniger Zusammenhang herstellt. Dasselbe gilt für eine Muskelverbindung mit dem dritten dorsalen Interosseus, jedoch in beschränkterer Weise. Der Beleg dafür, dass die seitlichen Muskelinsertionen in Wahrheit vom Extensor brevis ausgehen, ist in den zahlreichen, allen nur denkbaren Uebergangsformen der Sehnenanheftung an die dorsale und laterale Fläche der Grundphalange zu suchen. In einzelnen Fällen hängt die Sehne des lateralen Muskels mit derjenigen des normalen Zehenstreckers noch zusammen.

### b. Ursprungsanomalien.

Ebenso wie der Trennungsprocess an den kurzen Zehenstreckern bei der einfachen Sehnenspaltung nicht stehen blieb, sondern auf den Muskelbauch übergehend schliesslich zwei selbständige Muskelgebilde hervorrief, so hat der Process auch hiermit sein Ende noch nicht erreicht. Häufig trennt sich nämlich einer der neu entstandenen Extensorabkömmlinge ganz von seinem Mutterboden los, um zwischen zwei Bäuchen des Extensor brevis gesondert zu entspringen[1]). Schritt für Schritt wandelt nun der Muskel, nachdem er den höchsten Grad selbständigen Ursprunges sich erworben hat, dem distalen Fussrande zu, in ähnlicher Weise, wie ich es in der entgegengesetzten Richtung für dessen Sehne bereits geschildert habe.

Auf Fig. 11 steht der Extensorsprössling (*i*) noch durch mächtige Sehnenfasern mit seinem Ausgangspuncte in Verbindung und verräth durch diese seine ursprünglichen Beziehungen. Die Sehnenfasern nehmen, in zwei Portionen getheilt, von der unteren Fläche des Muscul. extens. hallucis brev. et digiti sec. ihren Ursprung, sie gehen, nachdem sie sich vereinigt und festere Beziehungen zu den Fusswurzelknochen erhalten haben, in den bandförmigen Muskel *i* über, welcher an die Grundphalange der zweiten Zehe sich anheftet.

Durch Schwinden dieser Sehnenbrücke zum Extensor brevis entstehen diejenigen Formen, welche Lotze[2]) als zweiköpfige Strecker der zweiten und dritten Zehe beschreibt und abbildet. Die Neben-

[1]) Theile führt den Fall an, in dem sich sämmtliche Extensorenbäuche in ihren Ursprüngen vollständig von einander getrennt darstellten.

[2]) Lotze. Zeitschrift für rationelle Medicin. III. Reihe. Bd. XXVIII. pag. 99 und Taf. VI.

köpfe des Extensorbauches entsprangen; der eine vom dritten Keilbeine und dritten Mittelfussknochen, der andere vom Würfelbein, sie vereinigten sich in der Mitte der Mittelfussknochen mit den Sehnen des normalen zweiten und dritten kurzen Streckmuskels. Diese einfachsten Formen der Doppelköpfigkeit eines der Extensorenbäuche sind nach meinen Erfahrungen sehr selten und werden in der Regel durch gleichzeitige Insertionsanomalien complicirt.

Am häufigsten combinirt sich das distalwärts Wandern des Ursprunges mit der Aberration der Insertionssehne nach den Seiten, wie es unter a. dieses Capitels beschrieben ist. Diese Zustände führen uns über auf die letzte Art der Variationszustände am Extensor brevis.

### c. Combinirte Ursprungs- und Insertionsanomalien.

Die einfachste Form dieser Gattung ist für die zweite und dritte Zehe auf Fig. 8 dargestellt:

Der Muskel *i* entspringt sehnig vom Os naviculare, cuboides und cuneiforme III, um sich einmal an den medialen Rand des dritten Metatarsale zu inseriren und zweitens mit einem starken muskulösen Bündel an die Muskelfasern des Interosseus dorsalis II ($d_2$) sich anzuheften, vermittelst seiner distalen Fasern aber gemeinsam mit dem Inteross. dors. II an die Grundphalange der zweiten Zehe zu gelangen. Ein zweiter Muskel ($i^+$) entspringt gablig vom dritten Keilbeine und dem Os cuboides, verläuft als schmales Gebilde an die Seitenfläche der Grundphalange der dritten Zehe zusammen mit dem Musc. inteross. dors. tert. ($d_3$).

Der Muskel $i^+$ stellt durch seine einfache Insertion an die Basis der Grundphalange, trotzdem er mit dem Ursprunge schon weit herabgerückt ist, eine ursprünglichere Form als der Muskel *i* dar und darf als eine Vorstufe jenes betrachtet werden. Der Muskel *i* trägt durch seinen continuirlichen muskulösen Ansatz an die Basis der Grundphalange und die Muskelfasern des Interosseus dorsal. II zum Verständniss der folgenden Befunde bei.

Fig. 9: Der Muskel *i* entspringt vom Würfelbeine, dem dritten Keil- und dem Kahnbeine, inserirt mit zwei gesonderten Köpfen einmal an das obere Drittel der medialen Kante des dritten Metatarsale, zweitens an den Inteross. dorsal. sec. ($d_2$). Von dem ersteren Kopfe zweigen sich sehr feine Muskelbündelchen ab, um sich ebenfalls an den Inteross. dorsal. II zu begeben. Diese gesonderte

Insertion des Muskels *i* (Fig. 9) an das Metatarsale III und den Inteross. dorsal. sec. ist als in der Weise entstanden zu denken, dass die distalen Insertionsfasern in Fig. 8 ihre Beziehung zur Grundphalange allmälig aufgaben und weiter proximal hinaufrückten; denn dadurch erklärt sich (Fig. 9) auch der so häufig wiederkehrende Ansatz des Muskels *i* an das dritte Metatarsale. Die feinen Bündelchen, welche sich an den Interosseus dorsalis II abzweigen, sind wohl als Ueberreste eines einst ununterbrochenen, zum Metatarsale und dem Muskel $d_2$ verlaufenden Bündels aufzufassen. Noch besser ausgeprägte Uebergangsformen bis zur vollkommenen Trennung der Insertion in zwei Abtheilungen sind mir gleichfalls zur Beobachtung gekommen.

In nicht minder ergiebiger Weise findet die Vorstellung eines Wanderungsprocesses für die Variation des Ursprungs des Extensorabkömmlinges ihre Anwendung. Fig. 10: Der Muskel *i* entspringt als schwaches Gebilde erstens vom dritten Keilbeine, zweitens mit feineren Faserbündeln (*k*) weiter distal im zweiten spatium interosseum von der Innenfläche des dritten Metatarsale. Der Muskel begiebt sich, indem sich alle seine Fasern aneinanderlegen, an die oberflächlichen Bündel des Musculus inteross. dorsalis II ($d_2$)[1].

Als letzte, aus der combinirten Ursprungs- und Insertionsaberration des Muskels *i* entstehende Form kann ich den auf Fig. 15 abgebildeten Befund anführen. von dem dritten Keilbeine einerseits, von der Basis und dem Körper des zweiten Metatarsale andererseits, entspringt der Muskel *i*, um sich an die Medialfläche des dritten Metatarsale anzuheften[2]. Die soeben geschilderten Fälle könnten

---

[1]) In dem schon genannten Varietätenbuche finde ich zwei ähnliche Befunde aus dem Jahre 1858 aufgezeichnet. Beide Male entsprang der Muskel von dem dritten Keilbeine und der Basis des dritten Mittelfussknochens, in dem einen Falle inserirte er gemeinsam mit dem Interosseus dorsal. II, in dem anderen Falle heftete er sich an das dritte Metatarsale fest und ging mit einigen Fasern in den äusseren Kopf des Musc. inteross. dors. II über.

[2]) Ob und in wie weit gleich zu deutende Muskelvariationen an der Hand zur Erscheinung gelangen, habe ich nicht untersucht; jedoch liegt, wie mir scheint, nach zwei Beobachtungen, welche im Jahre 1866 und 1876 gemacht und in das im Besitze des Geheimrath Gegenbaur sich befindliche Varietätenbuch eingezeichnet wurden, die Vermuthung nahe, dass die Interossei dorsales manus zuweilen zusammengesetzte Muskeln sind. Es fehlen die Innervationsangaben, so dass die Beobachtungen nur einen bedingten Werth haben können. In dem einen Falle erhielt der zweite und dritte dorsale Interosseus schlanke accessorische Muskelbäuche von der Basis des dritten und vierten Metacarpale, welche sich mit der Endsehne der betreffenden Muskeln verbanden. An dem

mit Leichtigkeit durch Aufführung ähnlicher vermehrt werden, da sie so sehr häufig, in stets wechselnder Gestalt, zur Beobachtung kommen. Ich unterlasse jenes, da es vorläufig genügen mag, eine Reihe von Uebergängen dargestellt zu haben, an deren Hand die Entscheidung über die Genese und die Bedeutung aller der von den proximalen Tarsal- und Metatarsalknochen entspringenden und an die Grundphalangen oder die Inteross. dorsales oder die Metatarsalia sich ansetzenden Muskeln zu finden war: es sind die Muskeln ihrer Natur nach Abkömmlinge vom Musc. extensor digitor brev. und verdanken ihre Entstehung:

1) der Spaltung eines Muskelbauches des Zehenstreckers oder dessen Sehne in zwei oder mehrere,

2) Aberrationen der Insertionen des neu entstandenen Muskels (Fig. 6, 7, 11),

3) Aberrationen der Insertionen nach den Seiten (Fig. 7, 13),

4) Wanderung des Ursprunges zum distalen Fussrande (Lotze's Fall),

5) gleichzeitigem Wandern und dem sich Nähern von Ursprung und Insertion. Diese Processe combiniren sich mit dem unter No. 2 beschriebenen, woraus sich die Befunde auf Fig. 15, oder mit dem unter No. 3 beschriebenen, woraus sich die Befunde auf Fig. 8, 9 und 11 erklären.

Dem etwa gegen die Annahme eines inneren Zusammenhanges dieser Varietäten sich erhebenden Einwande soll gleich an dieser Stelle begegnet sein. Gegen jenen Einwand ist als wichtigstes Kriterium die Innervation anzuführen. Wenn meine oben dargelegte Annahme bezüglich der Zusammengehörigkeit jener Muskeln richtig ist, so müssen die bezüglichen Muskelvarietäten von demselben Nerven versorgt werden wie der Extensor brevis. Das ist nun auch in der That der Fall. Der Nerv für den Extensor brevis ist der Nerv. peroneus prof. (*np* auf den Figuren), dessen lateraler Ast sich reich verästelt und sich dann zum Muskel begibt. In den Fällen nun, in denen die Muskeln *i* am Fusse sich treffen und eine feine Präparation möglich war, gibt der Nerv. peron. prof.

zweiten Objecte lag über dem dritten Interosseus dorsalis ein kleiner schlanker Muskel, der von der Basis des Metacarpale IV entsprang und in eine feine Sehne überging, die sich in zwei Zipfel spaltend mit dem Inteross. dorsal. III und dem Inteross. volar. II sich vereinigte.

regelmässig einen Ast zu den betreffenden Muskeln ab. Der für sie bestimmte Nerv entspringt dann häufig vom N. peron. prof. gemeinsam mit dem ramus ext. (Figuren 8 *b*, 15 *b*, 14 *b*, 12 *b*), oder er zweigt sich zuweilen aus einem Muskelaste des Ext. brev. ab, so auf Fig. 9 von dem Nerven für den Extensor hallucis brev. (++). In diesem Verhalten ergiebt sich ein Anklang an das Stadium, in dem der Muskel *i* noch mit dem Extensor zusammenhing und demgemäss als ein Theil desselben von dem gleichen Nervenaste versorgt wurde. Aber noch einige andere characteristische Merkmale treffen wir an dem Nerven (*b*), welche unsere Annahme über die Abstammung des Muskels *i* belegen. So erklärt sich einmal der lange Verlauf des Nerven über den ganzen Tarsus als dadurch zu Stande gekommen, dass mit dem Herabrücken des Muskels der Nerv gewissermassen mechanisch herabgezogen ward; ferner sei als nicht unwesentlich sowohl der constante Verlauf des Nerven an dem medialen Rande des Muskels als auch sein Eintreten in denselben an der unteren Fläche hervorgehoben (auf Fig. 14 *b* ist der Eintritt des Nerven in die untere Fläche des zurückgeschlagenen Muskels *i* dargestellt). In beiden Merkmalen stimmt der Nerv überein mit den entsprechenden Verhältnissen am Extensor brevis. In der Regel sendet der Nerv *b* noch einige feine Fasern distalwärts in das zweite Interstitium oder an die Gelenke zwischen Tarsus und Metatarsus, welche Fasern jedoch zu keinem Muskel gelangen.

Wenn ich es nunmehr für begründet halten darf, dass alle die von den Fusswurzelknochen entspringenden und vom Nerv. peron. prof. versorgten Muskelvarietäten ursprünglich dem Extensor brevis angehörten, so nehme ich den Faden der Darstellung wieder auf und knüpfe an die auf Fig. 8—11 abgebildeten Verhältnisse an. Auf Fig. 9 und 11 lehnt sich der Muskel *i* an $d_2$ an und vereinigt sich mit ihm vor der Insertion an die Grundphalange; auf Fig. 8 und 10 hat sich eine innigere Vereinigung der Fasern vom Muskel *i* und $d_2$ herausgebildet. Indem sich diese Verbindung immer weiter entwickelt, lösen sich schliesslich diejenigen Muskelfasern, welche mit dem Muskel *i* in engeren Zusammenhang getreten waren, gänzlich ab. Auf diese Weise entsteht ein anscheinend einheitlicher Muskel, welcher sich vom Tarsus bis zur Grundphalange der Zehe erstreckt, aber in seinem Bauche eine feine Zwischensehne trägt. In ihr erblicken wir die Stelle, wo die zwei heterogenen Muskelbündel sich vereinigten. Diese Verhältnisse sind auf Fig. 13 abgebildet:

Der von dem Würfel- und Kahnbein entspringende Muskel *i* theilt sich in der Gegend der Basen des Metatarsale II und III in zwei Portionen, von denen die laterale an den dritten Mittelfuss inserirt und wenige Fasern zum Muskel $d_2$ entsendet, die mediale hingegen distalwärts verläuft und in eine Zwischensehne (+) übergeht, von welcher wiederum Muskelfasern entspringen. Diese sind anfangs vom Muskel $d_2$ abhebbar, doch mit ihm vor der Insertion an die Grundphalange der zweiten Zehe eng verbunden. Dass die in dem Muskel *i* sich treffende Zwischensehne (+) nicht als etwas zufälliges, sondern in der ihr oben zugeschriebenen Bedeutung zu gelten hat, ersieht man sofort aus der verschiedenen Innervation des proximal und des distal von der Sehne liegenden Muskelabschnittes. Ersterer erhält einen Zweig (*b*) vom N. peron. prof., letzterer hingegen einen Ast des Nervus plantaris lateral. (*npl*), welcher den Muskel $d_2$ durchbohrend an ihn Zweigchen abgibt, bevor er seine Endäste an den distalen Theil des Muskels *i* endsendet. Auf Fig. 12 stellte ich ein dem vorigen ähnliches Verhalten dar, doch mit dem für uns unbedeutenden Unterschiede, dass einmal der Muskel *i* keine Fasern an den Mittelfussknochen entsendet, dass er zweitens ausser den mächtigen Fasern zur Zwischensehne (+) noch einige Bündelchen zum Muskel $d_2$ schickt, drittens dass der Muskel *i* sich in geringer Ausdehnung noch mit dem zweiten in das zweite Interstitium gewanderten Interosseus plantaris primus ($pl_1$) vereinigt hat. Diese Vereinigung ist dadurch entstanden zu denken, dass die Ursprungsfasern des $pl_1$ auf die Dorsalfläche des dritten Metatarsale gerückt und dann allmälig in Beziehung zu dem Muskel *i* getreten sind. Obgleich die Nerven nur für den proximalen Theil des Muskels *i* aufgefunden werden konnten, so steht eine gleiche Deutung wie die oben angeführte für den distalen Abschnitt wohl ausser Frage.

Die erst in ihren Anfängen auf Fig. 12 auftretende Vereinigung des Extensor mit dem ersten plantaren Interosseus ist auf Fig. 14 *a* u. *b* in einer weit prägnanteren Weise ausgebildet. Die Innervationsverhältnisse konnten genau verfolgt werden, so dass ein etwa noch bestehender Zweifel aufgehoben wird.

Fig. 14 *a*. Der einköpfig vom dritten Keilbein entspringende Muskel *i* endigt wie in Fig. 12 an dem dritten Metatarsusknochen und der bereits bekannten Zwischensehne (+). Von dieser entspringt ein anfangs einheitlicher, darauf sich in 2 Bäuche spaltender Muskelbauch, von denen der eine an den Muskel $d_2$, der andere an den ersten plantaren Interosseus ($pl_1$) sich anlegt, um mit ihnen gemein-

sam zu inseriren. Auf Fig. 14 *b* ist der oberflächliche Muskel *i* aufgedeckt und zurückgeschlagen, so dass die Interossei und die aus der Planta hervordringenden Nerven zur Ansicht gelangen. Ein Zweig des Nerv. plantar. later. durchbohrt den Muskel $d_2$ in seinem proximalen Theile und versorgt ihn zu gleicher Zeit, ein anderer dringt distal zwischen den Muskeln $d_2$ und $pl_1$ dorsalwärts, um sich in den Muskeln $d_2$, $pl_1$ und den beiden von der Zwischensehne entspringenden Muskelköpfen zu verbreiten. Der Muskel *i* erhält einen Ast vom N. peron. prof., welcher an seiner unteren Fläche in ihn eindringt (*b*).

Nach der Schilderung der in Fig. 12, 13, 14 dargestellten Zustände, welche im Wesentlichen darin gipfeln, dass ein Theil des Musc. extensor brevis sich mit dem Interosseus dorsal. II und dem plantaris I eng verknüpfte und einen scheinbar einheitlichen Muskel mit ihnen bildete, kann ich den Kreis meiner Beobachtungen schliessen; denn ich glaube durch letztere das am Eingang dieses Capitels Aufgestellte durch Thatsachen begründet zu haben. Dort wurde zu zeigen versucht, dass, wenn die Angaben der Nervenversorgung aus zwei Gebieten für die drei lateralen dorsalen Interossei richtig sind, diese Muskeln keine einfachen Gebilde sein können, sondern zusammengesetzt sein müssen aus zwei verschiedenen Muskelgruppen. Da wo eine solche Zusammensetzung nachgewiesen werden konnte, stellten diese beiden Gruppen die Interossei und die Gruppe der kurzen Zehenstrecker vor, die Nerven, welche diese Muskeln versorgen: den tiefen Ast des N. plantar. lateral. und den äusseren Ast des Nerv. peroneus profundus.

Nicht für alle dorsalen Muskeln der Interosseusgruppe darf in gleicher Art die Zusammensetzung aus zwei heterogenen Muskelportionen und die zwiefache Nervenversorgung angenommen werden. Denn in allen denjenigen Fällen, in denen sich der betreffende Muskel (*i*) nicht vorfand (dies mag bei etwa zwei Drittel der von mir untersuchten Objecte der Fall gewesen sein), ergab selbst die genaueste unter der Loupe vorgenommene Verfolgung des Nerv. peroneus prof. niemals eine Abgabe von Aesten an die Musc. interossei dorsales, während fast stets die feinen von RÜDINGER[1]) als nervi

[1] RÜDINGER. Die Gelenknerven des menschlichen Körpers. Erlangen 1857. In der Abhandlung RÜDINGER's wurde, so weit es mir bekannt ist, zum ersten Male eine genaue Beschreibung über den Verlauf der vom Nervus peron. prof. sich zu den Intermetatarsalräumen abzweigenden Nervi interossei gege-

interossei pedis bezeichneten Nerven dargestellt werden konnten. Dieselben verlaufen, sich meist an die Ränder der Mittelfussknochen haltend, auf den in den Zwischenräumen liegenden Muskeln ($d_1$, $d_2$, $d_3$)

---

ben. Daher sei es gerechtfertigt, hier näher auf RÜDINGER's Untersuchungen einzugehen, welche Folgendes ergeben: von dem äusseren Aste des Peron. prof. zweigen sich die drei lateralen N. interossei, von dem inneren Aste der mediale für das erste Interstitium ab. Bevor die Nerven die Intermetatarsalräume erreichen, geben sie an die Bänder und Kapseln der Fusswurzel- und Mittelfussknochen variable Aestchen ab, um sodann auf den Musculi interossei dorsales pedis verlaufend distal an den Kapseln der Phalangealgelenke zu enden. Der erste oder mediale Nervus interosseus unterscheidet sich von den drei übrigen dadurch, dass er sich in zwei Zweige spaltet, welche längs des ersten und zweiten Metatarsus distalwärts verlaufen. Der vierte Nerv fehlt mitunter. Alle N. interossei versorgen die Muskeln der Intermetatarsalräume mit Zweigen, was für uns besonders wichtig ist.

Nach meinen zahlreichen und möglichst sorgsamen Untersuchungen an den Füssen von menschlichen Embryonen, Neugebornen und Erwachsenen muss ich in wesentlichen und unwesentlichen Dingen die Angaben RÜDINGER's erweitern und zum Theil berichtigen: Die vier Nervi interossei unterscheiden sich vor Allem durch ihre verschiedene Stärke, indem dieselben lateralwärts an Mächtigkeit abnehmen. Der vierte Nerv fehlt, wie es auch RÜDINGER angiebt, häufig, aber auch der dritte ist nicht selten nur bis an die Basen der Metatarsen verfolgbar, trotz der mühsamsten Präparation mittelst der Loupe. Im Uebrigen verhalten sich die Nerven, wenn sie vorhanden, übereinstimmend in ihrer Endverbreitung, sie theilen sich sämmtlich in gleicher Weise, wie RÜDINGER es nur für den ersten Nerven beschreibt, in zwei Aeste, welche distalwärts auf den Musc. interossei verlaufen. Regelmässig jedoch tritt ein ziemlich ansehnlicher Ast mit den zur Planta sich begebenden Arterienzweigen zwischen die beiden Köpfe der Interossei dors. in die Tiefe, und gelangt hier an die Gelenkkapseln und Knochen. Vermuthlich haben diesen Ast CRUVEILHIER und RÜDINGER für einen Muskelast gehalten und sich zur Angabe bestimmen lassen, dass die Interossei dorsales von den N. interossei versorgt werden. Eine derartige Versorgung findet nun in dieser constanten Weise, wie schon oben angegeben wurde, nicht statt; dass aber zuweilen an den zweiten Musc. inteross. dors. ein Ast sich begibt, ist richtig. Dies geschieht aber nur dann, wenn der Muskel ein zusammengesetztes Gebilde ist und einen accessorischen Kopf vom Extensor brevis empfängt, wie ich es vorhin ausführlich beschrieben habe. Die Möglichkeit ist nun allerdings auch vorhanden, dass bei den von RÜDINGER untersuchten Füssen Extensorbündel zu den verschiedensten Intermetatarsalräumen Beziehung erlangt hatten, obgleich ich es für unwahrscheinlich halten muss, da solche trotz so sehr zahlreichen Beobachtungen von mir nur für das zweite Spatium und auch für dieses nur selten nachgewiesen werden konnten. Auch das zeitweilige Fehlen des vierten Nerven lässt darauf schliessen, da doch die Muskelversorgung keine beliebige ist, dass die Angaben RÜDINGER's vorsichtig aufgenommen werden müssen. — Ueber die eigentliche Bedeutung der Nervi interossei beim Menschen erhalten wir einen Wink durch ihr Verhalten bei einigen Affen, die ich darauf hin untersuchen konnte. Bei ihnen sind diese Nerven sämmtlich mächtige Gebilde, verzweigen sich bis zu der Peripherie der

den Zehen zu; auf Fig. 8, 9, 11, 12 und 14 sind diese Nerven theilweis dargestellt (*o p q*).

Die Beziehungen des Extensor brevis zu den Interossei sind fast ausschliesslich zu den Muskeln des zweiten Interstitium's ausgesprochen, wie ich es wiederholentlich im Verlaufe der Untersuchung betonen musste. Unter etwa dreissig Fällen war nur einmal (Fig. 8 *i*+) ein Extensorbündel mit dem Muskel $d_3$ verbunden. Allein durch diese Thatsache muss die Annahme der constanten Innervation des $d_3$ und $d_4$ durch den N. peron. prof. hinfällig werden, ohne dass freilich die Möglichkeit des Bestehens dieses Falles ausgeschlossen werden könnte.

Da nun meine Beobachtungen vorwiegend an jugendlichen Füssen angestellt worden sind, so könnte man vielleicht behaupten, dass erst in den späteren Lebensperioden die Vorgänge einer Extensor-Interosseusverbindung sich vollziehen möchten. Dem widerspricht jedoch die Thatsache, dass an den Leichen Erwachsener nach meinen Erfahrungen selbst für das zweite Interstitium die Vereinigung der beiden Muskelgebiete seltener, jedenfalls nicht häufiger als an jugendlichen Individuen anzutreffen ist. Ich wendete meine Aufmerksamkeit speciell diesem Puncte zu, ohne (etwa an 20 Leichen Erwachsener) öfter als einmal einen ausgesprochenen Fall einer Extensor-Interosseusverbindung gesehen zu haben. Hierin erblicke ich einen Umstand, welcher sich nicht zu Gunsten einer postembryonalen Wanderung des Extensor brevis in die Interosseusgruppe verwenden lässt. In dem betreffenden Falle hatte sich dadurch, dass das Extensorbündel mit den Ursprungsfasern bis in das Interstitium hineingerückt war, eine sehr innige Verbindung mit $d_2$ ausgebildet.

Ob für diejenigen Fälle, in welchen sich eine Vereinigung beider Muskelgruppen einmal hergestellt hatte, späterhin wieder eine Rückbildung eintritt, wage ich aus Mangel an hinreichend zahlreichen Untersuchungen noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden; jedoch scheint es mir bei der Seltenheit jener Befunde am Erwachsenen nicht ganz unwahrscheinlich zu sein. Wäre aber mit Sicherheit eine derartige Rückbildung nachzuweisen, so würde auch die Annahme zulässig sein, dass in früheren Organisationsperioden des Menschen eine Extensor-Interosseusverbindung von allgemeinerer

---

Zehen, ohne jemals an die Muskeln Aeste zu geben. Ich halte die N. interossei beim Menschen für rudimentäre Gebilde, welche vom lateralen zum medialen Fussrande zum Schwunde kommen.

Verbreitung gewesen wäre. Dieselbe würde sich auf das zweite und dritte Interstitium sicher bezogen haben, vielleicht aber auch auf das erste und vierte, von welchen Beziehungen die zu dem vierten und ersten Interstitium am frühesten bis zum gänzlichen Schwunde sich allmälig zurückgebildet hätten, indessen diejenigen zum dritten Interstitium in schwachen Umrissen, diejenigen zum zweiten noch in ausgedehntem Maasse sich erhielten.

So lange jedoch nicht mit Sicherheit eine Rückbildung jener am Extensor brevis auftretenden Variationserscheinungen während der Ontogenie des Menschen nachgewiesen ist, darf für dieselben auch nicht die andere denkbare Art einer Deutung abgewiesen werden. Nach ihr müssten jene Zustände am Extensor brev. als erst beim Menschen in der Entstehung begriffen aufgefasst werden und würden dann als solche in die Reihe der progressiven Vererbungsvarietäten zu zählen sein.

In wie weit eine Entscheidung dieser Fragen durch vergleichend anatomische Untersuchungen sich geben lässt, soll hier nicht weiter behandelt, sondern in einer späteren Abhandlung erörtert werden.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VIII.

Für die Figuren 1—4 bedeutet:

| | |
|---|---|
| $d_1$, $d_2$, $d_3$, $d_4$ | Die entsprechenden Musculi interossei dorsales. |
| $pl_1$, $pl_2$, $pl_3$ | Die entsprechenden plantaren Musc. interossei. |
| *f* | Musculus flexor brev. digiti V. |
| *abd* | Musc. abduct. dig. V. |
| *ao* | Musc. adductor obliq. hallucis. |
| *atr* | Musc. adduct. transvers. hall. |
| *fl* | Musc. flex. brev. hall. (caput laterale). |
| *fm* | Musc. flex. brev. hall. (caput mediale). |
| *hl* | Sehne des Musc. flex. hall. long. |
| *ah* | Musc. abduct. hallucis. |

Fig. 1. Querschnitt durch die Mitte des Metatarsus eines 0,5 Cm. grossen Fusses. 25fache Vergrösserung.

Fig. 2. Gleiche Darstellung eines 0,8 Cm. grossen Fusses. 22fache Vergr.

Fig. 3. Querschnitt durch die Mitte des Metatarsus eines 1,6 Cm. grossen Fusses. 10fache Vergr.

Fig. 4. Gleiche Darstellung eines 8,5 Cm. grossen Fusses. Natürliche Grösse.
Fig. 5. Dorsalansicht der Interossei dorsales eines 3,7 Cm. grossen (2 mal vergr.) Fusses.
$d_1$, $d_2$, $d_3$, $d_4$ Die entsprechenden dorsalen Interossei.
*I*, *II*, *III*, *IV*, *V*. Die entsprechenden Mittelfussknochen.

Für die folgenden Figuren 6—15 bedeutet:

*ed* Musc. extensor digit. brevis.
*eh* Musc. ext. halluc. brev.
*i* Extensorabkömmling für das zweite Interstitium oder die dasselbe begrenzenden Knochen.
*i+* Extensorabkömmling für das dritte spatium interosseum.
$d_1$ $d_2$ $d_3$ $d_4$ Entsprechende Musc. interossei dorsales.
$pl_1$ Erster plantarer Interosseus.
*np* Nervus peron. profundus.
*a* Muskelast für den Musc. extensor brevis.
++ Nerv für den Extensor halluc. brevis.
*b* Nerv für den Extensorabkömmling *i*.
*c* Nerv, welcher die Arteria dorsal. begleitet und zur Planta des Fusses gelangt.
*k* (Fig. 10) Muskelbündel vom dritten Metatarsusknochen zum Inteross. dorsal. II.
*m* Sehne des Musc. peroneus brevis.
\+ Zwischensehne am Muskel *i*.
*n* Muskel, welcher von der Sehne des Musc. peroneus brevis entspringt und zur fünften Zehe verläuft.
*o p q* Nervi interossei für das erste, zweite und dritte spatium interosseum.

Fig. 6. Fuss von 6,2 Cm. Länge.
Fig. 7. – – 6,8 – –
Fig. 8. – – 6 – –
Fig. 9. – – 6,3 – –
Fig. 10. – – 6 – –
Fig. 11. – – 6,4 – –
Fig. 12. – – 9,2 – –
Fig. 13. – – 5,9 – –
Fig. 14 *a* u. *b* – – 7,5 – –
Fig. 15. – – 6,5 – –

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

# Inhalt.


Seite

Gegenbaur, C., Ueber das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus Risso, nebst Bemerkungen über das „Kiemenorgan" von Alausa vulgaris C. V. (Mit Taf. I und II und einem Holzschnitt.) . . . . . 1

Hasse, C., Die fossilen Wirbel. Morphologische Studien, aus dem anatom. Institut zu Breslau. — Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der Gattung Selache. (Mit Taf. III und IV.) . . . . . 43

Bischoff, von, Das Gorilla-Gehirn und die untere oder dritte Stirnwindung . . . . . 59

Koch, G. von, Mittheilungen über Coelenteraten. — Zur Phylogenie der Antipatharia. (Mit Taf. V.) . . . . . 74

Gerlach, L., Ueber die Anlage und die Entwicklung des elastischen Gewebes. (Mit Taf. VI und VII.) . . . . . 87

Ruge, Georg, Entwicklungsvorgänge an der Muskulatur des menschlichen Fusses. (Mit Taf. VIII.) . . . . . 117

Morphologisches jah

JUN 12 1964
'3 96 0 BRITZ

AMNH LIBRARY
100130335